

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

**La autoecología de los gonfoterios (Gomphotheriidae) del
Pleistoceno superior de Chile**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Erwin Armando González Guarda

Directores

Jordí Agustí Ballester
Paloma Sevilla García

Madrid
Ed. electrónica 2019

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS**



TESIS DOCTORAL

**LA AUTOECOLOGÍA DE LOS GONFOTERIOS (GOMPHOTHERIIDAE) DEL
PLEISTOCENO SUPERIOR DE CHILE**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN GEOLOGÍA E

INGENIERÍA GEOLÓGICA

PRESENTADA POR

ERWIN ARMANDO GONZÁLEZ GUARDA

Directores

Dr. Jordi Agustí Ballester

Dra. Paloma Sevilla García

Madrid, 2018

Memoria para optar al grado de doctor de señor Erwin Armando González Guarda. Tesis dirigida por el Dr. Jordi Agustí Ballester, Profesor de Investigación del Instituto Catalán de Paleoecología Humana y Evolución Social y la Dra. Paloma Sevilla, Profesora Titular de la Universidad Complutense de Madrid.

Madrid, 15 de octubre de 2018

El doctorando

Fdo: Erwin Armando González Guarda

Directores

Fdo: Jordi Agustí Ballester

Fdo: Paloma Sevilla García

Agradecimientos

En términos personales quisiera agradecer a mi familia que me apoyó desde Chile. A Omar y Patricia, grandes amigos que me apoyaron en las malas y en las buenas durante mi estadía en España. Agradecer la confianza de Jordi Agustí, quién me abrió las puertas en el IPHES para desarrollar mis ideas científicas. A Paloma Sevilla por su enorme preocupación para que yo termine la tesis dentro de los plazos establecidos.

A Carlos Tornero y Florent Rivals por estar dispuestos a colaborar en todo aquello que se me ocurriese en el laboratorio. A Alía por creer ciegamente en que íbamos a publicar en el PNAS. Agradezco a todos mis compañeros/as de laboratorio tanto en Chile, Tarragona y Barcelona, por ayudarme cuando yo no podía procesar las muestras.

Respecto al financiamiento, agradecer al proyecto Fondecyt 1150738, a la beca postdoctoral Beatriu de Pinós del Dr. Carlos Tornero (BP-MSCA Código 2016-00346 desde el AGAUR, Gobierno de Cataluña, España). También agradezco al proyecto CGL 2016-80000-B (MINECO) y 2014-SGR-901 y 2017-SGR-836 (AGAUR). Agradezco también a Becas Chile Capital Humano Avanzado quién me otorgó la beca para estudiar este doctorado en España.

Agradezco a todos los académicos de la Facultad de Ciencias Geológicas, de quienes recibí grandes conocimientos; éstos fueron decisivos en mi formación como investigador. Específicamente, agradezco a Laura Domingo por colaborar con gran profesionalismo en los artículos de los cuales fuimos co-autores.

Agradecer a los curadores de los museos en Chile por haberme facilitado el acceso para tomar muestras desde los molares y huesos de la megafauna que habitó Chile. Especialmente, agradecer a David Rubilar jefe del Departamento de Paleontología del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile. A Natalia Villavicencio por su esfuerzo para conseguir los laboratorios más baratos para las dataciones radiocarbónicas.

En general, agradezco a todos mis amigos/as que me alentaron para terminar esta tesis doctoral.

ÍNDICE

Presentación de la tesis doctoral

Resumen

Abstract

1. CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Ámbito conceptual de la investigación.....	2
1.2. Tipos de análisis para inferir la autoecología de los gonfoterios.....	5
1.3. Temporalidad de los indicadores ambientales (<i>proxies</i>).....	9
1.3.1. Bioapatito.....	11

1.3.2. Colágeno.....	12
1.3.3. Análisis del microdesgaste dental y análisis de los microfósiles desde el cálculo dental.....	13
1.4. Formación de los dientes en los elefantes.....	15
1.5. Problema del estudio.....	18
1.6. Justificación de la importancia del estudio de los gonfoterios.....	19
1.7. Preguntas y objetivos de la investigación.....	21
 2. CAPÍTULO 2. TAXONOMÍA Y FILOGENÍA DE LOS GONFOTERIOS.	
ESTADO DEL ARTE.....	24
 2.1. La evolución de los gonfoterios.....	25
2.2. Morfología general.....	27
2.3. Los gonfoterios de América del Sur.....	29
2.4. Los gonfoterios de Chile.....	36
 3. CAPÍTULO 3. SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	40
 3.1. Situación Geográfica y localidades del área de estudio.....	41
3.2. Situación Geológica.....	42
 4. CAPÍTULO 4. EL CLIMA Y LA VEGETACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	47

4.1. Clima actual.....	48
4.2. Vegetación moderna.....	49
4.2.1. Centro–Norte de Chile.....	49
4.2.2. Centro–Sur de Chile.....	52
4.3. Paleoclima y paleovegetación.....	53
5. PRINCIPIOS DE LOS ISÓTOPOS ESTABLES EN LA	
PALEOECOLOGÍA.....	61
5.1. Isótopos Estables.....	62
5.2. Tejidos comúnmente analizados en paleontología.....	71
5.2.1. Tejido óseo.....	71
5.2.2. La dentina.....	73
5.2.3. Esmalte.....	73
5.3. El ciclo del carbono y los tipos de fotosíntesis en las plantas.....	74
5.4. Fijación de las concentraciones isotópicas en los tejidos	
animales.....	76
5.4.1. Fijación de la relación isotópica de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$	76
5.4.2. Fijación de la relación isotópica de $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$	83
5.4.3. Fijación de la relación isotópica de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$	87
5.5. Efecto de la lactancia en los isótopos estables registrados desde los	
proboscídeos.....	94
5.5.1. Carbono.....	95
5.5.2. Nitrógeno.....	97
5.5.3. Oxígeno.....	97

5.6. Alteración diagenética.....	98
----------------------------------	----

6. CAPÍTULO. 6. PRINCIPIOS DEL ANÁLISIS DEL MICRODESGASTE DENTAL.....	101
---	-----

6.1. Concepto y función.....	102
------------------------------	-----

6.2. Historia.....	104
--------------------	-----

6.3. Hallazgos trascendentes del análisis del microdesgaste dental en los proboscídeos.....	106
---	-----

6.4. Método del análisis del microdesgaste dental.....	107
--	-----

6.5. Descripción de la morfología de los rasgos del microdesgaste dental.....	112
---	-----

7. CAPÍTULO. 7. PRINCIPIOS DEL ANÁLISIS DE LOS MICROFÓSILES DESDE EL CÁLCULO DENTAL.....	115
--	-----

7.1. Breve historia del análisis de los fitolitos.....	116
--	-----

7.2. Características y función del análisis de los microfósiles desde el cálculo dental.....	117
--	-----

8. CAPÍTULO 8. MATERIALES.....	121
--------------------------------	-----

8.1. Isótopos Estables.....	122
-----------------------------	-----

8.1.1. <i>Notiomastodon platensis</i>	122
---	-----

8.1.2. Megafauna del sitio Pilauco.....	125
---	-----

8.1.3. Fauna moderna.....	128
8.1.4. Vegetación.....	130
8.2. Análisis del microdesgaste dental.....	133
8.3. Análisis de los microfósiles desde el cálculo dental.....	135
8.4. Dataciones radiocarbónicas.....	136
 9. CAPÍTULO 9. MÉTODOS.....	 139
 9.1. Nivel de análisis de la investigación.....	140
9.2. Escala temporal de la dieta y de los <i>proxies</i> dietarios.....	140
9.3. Preguntas de la investigación.....	142
9.4. Análisis de los isótopos estables.....	145
9.4.1. Bioapatito.....	145
9.4.2. Colágeno.....	148
9.4.3. Vegetación moderna.....	153
9.5. Análisis del microdesgaste dental.....	155
9.6. Análisis de los microfósiles desde el cálculo dental.....	160
9.7. Dataciones radiocarbónicas.....	162
9.8. Áreas de tierras bajas localizadas en Chile Central.....	162
 10. CAPÍTULO 10. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	 164
 10.1. Presentación.....	165
10.2. Resultado y discusión I: Estudio <i>multi-proxy</i> del hábitat y de la dieta de los gonfoterios en el territorio chileno.....	168

10.2.1. Introducción.....	168
10.2.2. Aproximación al estudio y objetivos.....	172
10.2.3. Resultados de los isótopos estables.....	174
10.2.3.1. <i>Bioapatito</i>	174
10.2.3.1.1. <i>Preservación de la señal isotópica</i>	174
10.2.3.1.2. <i>Los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$</i>	175
10.2.3.2. Colágeno.....	182
10.2.3.2.1. <i>Preservación de la señal isotópica</i>	182
10.2.3.2.2. <i>Los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{colágeno}}$ y $\delta^{15}\text{N}$</i>	183
10.2.4. Resultados del análisis del microdesgaste dental.....	184
10.2.5. Resultados análisis de los microfósiles del cálculo dental.....	191
10.2.6. Discusión.....	195
10.2.6.1. Área Centro–Norte de Chile.....	196
10.2.6.2. Área Centro–Sur de Chile.....	203
10.2.6.2.1. <i>Reconstrucción paleoambiental y paleoclimática del Centro–Sur</i>	209
10.2.6.2.2. <i>Vegetación</i>	209
10.2.6.2.3. <i>Temperaturas y Precipitación</i>	211
10.2.6.3. Comparación entre el Centro–Norte y Centro–Sur Central de Chile.....	217
10.2.7. Conclusiones.....	223
10.3. Resultado y discusión II: El Sitio Pilauco (40°S).....	225
10.3.1. Introducción.....	225
10.3.2. Situación cronológica, geológica y estratigráfica del sitio Pilauco.....	227
10.3.3. Clima y Vegetación.....	230

10.3.4. Resultados.....	232
10.3.4.1. Preservación de la señal isotópica.....	232
10.3.4.2. Megafauna.....	232
10.3.4.3. <i>Pudu puda</i> (ciervo moderno).....	235
10.3.4.4. Vegetación Moderna.....	236
10.3.5. Discusión.....	238
10.3.5.1 Reconstrucción paleoambiental.....	238
10.3.5.2. La vegetación del sitio Pilauco.....	238
10.3.5.3. Factores que pudieron influenciar los valores de la $\delta^{15}\text{N}$	242
10.3.5.4. Clima.....	242
10.3.5.5. Regímenes de incendios.....	246
10.3.5.6. Intensidad de la actividad pastadora (grazing).....	247
10.3.5.7. Abonos.....	248
10.3.5.8. Paleobiología.....	251
10.3.6. Conclusiones.....	257

11. CAPÍTULO 11. CONCLUSIONES Y PROYECCIONES GLOBALES DE LA TESIS.....259

11.1. Conclusiones.....	260
11.1.1. Paleoambiente y Paleoclima.....	260
11.1.1.1. <i>Paleoambiente</i>	260
11.1.1.2. <i>Paleoclima</i>	261
11.1.2. Dieta.....	262
11.1.3. Escala de resolución temporal de los <i>proxies</i>	263

11.2. Proyecciones.....	264
11.2.1. Colágeno.....	265
11.2.2. Oxígeno.....	266
11.2.3. Carbono.....	266
11.2.4. Análisis del microdesgaste dental y análisis de los microfósiles desde el cálculo dental.....	267
 ANEXOS.....	 268
 REFERENCIAS.....	 271

i) Presentación

En la presente tesis doctoral se discuten los resultados provenientes del estudio de la dieta y hábitat de los gonfoterios (*Notiomastodon platensis*) registrados en Chile entre los 31° y 42°S durante una parte del Pleistoceno Superior (entre los 30.000 y 12.500 años cal A.P). Adicionalmente, se interpretaron y discutieron las condiciones climáticas bajo las cuales vivieron estos proboscídeos.

Para extraer la potencial información almacenada en los fósiles, se utilizaron tres indicadores ambientales (*proxies*): los análisis de isótopos estables (en el bioapatito y colágeno), los análisis del microdesgaste dental y los análisis de los micrófósiles desde el cálculo dental.

Con el objetivo de comparar los datos isotópicos de los gonfoterios con otros taxones contemporáneos y/o coetáneos, y por consiguiente, observar posibles diferencias y semejanzas, se procedió a estudiar la megafauna (*Notiomastodon platensis*, *Equus andium*, *Xenarthra* indet. *Hemiauchenia paradoxa*) del sitio Pilauco (40°S) de la Nordpatagonia Occidental de Chile, mediante isótopos estables. Además, se construyó una moderna base de datos de isótopos estables, a partir de individuos de ciervos actuales (*Pudu puda*) y de la vegetación actual procedente de localidades cercanas al sitio Pilauco. De esta manera, fue posible obtener un marco de referencia actual, y en consecuencia, comparar este conjunto de datos con la información isotópica de los materiales fósiles provenientes del Pleistoceno Superior de Chile.

ii) Abstract

Because the proboscideans are a central piece in the formulation of hypotheses about the extinction of the megafauna, the multiproxy studies can help constrain more fully the paleoecological traits of these ecosystem engineers. This Doctoral thesis studies and analyses the autoecology of Chilean Gomphotheres conducted from different points of view, stable isotopes, dental microwear and microfossils from dental calculi.

Gomphothere molars from 30 late Pleistocene sites (31°–42°S) were analyzed for stable isotope analysis (collagen and bioapatite) dental microwear, and microfossils from dental calculi. These proxies provide different ranges of temporal resolution, which were combined to assess dietary and habitat ranges at different spatial and temporal scales. The aim of our study is to determine the autoecology of gomphotheres from Central Chile, assessing whether there is a consensus in the interpretation of diet and habitat characterized by each of analyzed proxies. In this way, our proposal would allow us to evaluate whether the information provided by our proxies correspond to (i) a dietary pattern extended over a long period of time; (ii) the presence of micro-habitats, and/or (iii) if there was any evidence of an environmental change across the studied timespan.

The isotopic analyses performed during this research were not only performed on Gomphothere material, but also on other herbivorous mammals (i.e. *Notiomastodon platensis*, cf. *Hemiauchenia paradoxa*, *Equus andium* and *Xenarthra* indet.) from the Pilauco site (40°S), an extant deer species (*Pudu puda*) and the modern vegetation of the study area, thus providing a modern isotopic reference frame with which to compare the results obtained from fossil

material. The reason for this additional research was to obtain a more realistic interpretation of the autoecology of Chile's gomphotheres.

The integration of these proxies suggest that most foraging took place in relatively closed environments; which can be classified considering humidity and the existence of ecological disturbance (i.e. grazing). Among our results it is worth mentioning that there is evidence that in Central Chile, there is a positive correlation between the depletion of $\delta^{13}\text{C}$ values and increased consumption of arboreal/scrub elements. The analysis of dental microwear and microfossils from calculi verified leaf browsing behaviors. From a comparative perspective, the diet of South American gomphotheres appears to have been more constrained by resource availability than by the potential dietary range of the taxa. In this Doctoral Thesis, we provide an extensive database on the life history of a key taxon about the function and structure of terrestrial ecosystems. Therefore, this information can be considered to open a path towards the formulation of more robust predictions, regarding the so-called ecological cascade effect on the Pleistocene landscape of the South American cone.

iii) Resumen

Debido a que los proboscídeos son una pieza central en la formulación de hipótesis sobre la extinción de la megafauna, los estudios *multiproxy* pueden ayudar a definir más plenamente los rasgos paleoecológicos de estos ingenieros en ecosistemas terrestres. En consecuencia, en esta tesis doctoral se estudia y analiza la autoecología de los gonfoterios de Chile desde

diferentes puntos de vista; los isótopos estables, microdesgaste dental y los microfósiles desde el cálculo dental.

Los molares de los gonfoterios de 30 sitios del Pleistoceno Superior (31°–42°S) se analizaron mediante el análisis de isótopos estables (colágeno y bioapatito), el análisis del microdesgaste dental y el análisis de los microfósiles desde los cálculos dentales. Estos *proxies* proporcionan diferentes rangos de resolución temporal, que se combinaron para evaluar los rangos de la dieta y el hábitat a diferentes escalas espaciales y temporales. De esta manera, el objetivo fue determinar la autoecología de los gonfoterios desde Chile Central, evaluando si existe consenso en la interpretación de la dieta y el hábitat caracterizado por cada uno de los *proxies*. Por tanto, nuestra propuesta nos permitió evaluar si las señales de nuestros *proxies* corresponden a (i) un patrón dietario extendido durante un largo período de tiempo; (ii) la presencia de microhábitats, y / o (iii) si hubo alguna evidencia de un cambio ambiental a lo largo del periodo estudiado.

El análisis isotópico desarrollado durante esta investigación no fue realizada únicamente en gonfoterios, sino también en otros mamíferos fósiles herbívoros del sitio Pilauco (40°S), una especie de ciervo actual (*Pudu puda*) y la vegetación moderna del área de estudio, con el objetivo de tener un marco de referencia isotópico moderno, así, obtener una interpretación más real de la autoecología de los gonfoterios de Chile.

La integración de estos *proxies* sugiere que la mayor parte del forrajeo tuvo lugar en entornos relativamente cerrados; que pueden clasificarse como húmedos, secos o susceptibles de haber sido afectados por perturbaciones (por ejemplo, pastoreo). Para destacar, observamos que en Chile Central,

existió una correlación positiva entre el empobrecimiento de los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ y el aumento en el consumo de elementos arbóreos / matorrales. El análisis del microdesgaste dental y los microfósiles de los cálculos verificaron el comportamiento ramoneador. Desde una perspectiva comparativa, la dieta de los gonfoterios de América del Sur, parece estar más restringida por la disponibilidad de recursos que por el rango potencial óptimo en la dieta de los taxones. Este estudio, proporciona una gran base de datos sobre la historia de vida de un taxón clave sobre la función y la estructura de los ecosistemas terrestres. Por consiguiente, esta información puede comenzar a abrir un camino hacia la formulación de predicciones más robustas, con respecto al llamado efecto de cascada ecológica en el paisaje del Pleistoceno del cono sur de América.

Artículos publicados en el contexto de la presente tesis doctoral:

1) González-Guarda, E., Domingo, L., Tornero, C., Pino, M., Fernández, M. H., Sevilla, P., Agustí, J. (2017). Late Pleistocene ecological, environmental and climatic reconstruction based on megafauna stable isotopes from northwestern Chilean Patagonia. *Quaternary Science Reviews*, 170, 188–202.

Vínculo en internet:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0277379117301695>

2) González-Guarda, E., Petermann-Pichincura, A., Tornero, C., Domingo, L., Agustí, J., Pino, M., Abarzúa, A., Capriles, J., Villavicencio, N., Labarca, R., Tolorza, V., Sevilla, P., and Rivals, R (2018). Multiproxy evidence for leaf-

browsing and closed habitats in extinct proboscideans (Mammalia, Proboscidea) from Central Chile. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201804642.

Vínculo en internet: <http://www.pnas.org/content/115/37/9258.short>

3) González-Guarda, E., Petermann-Pichincura, A., Watkins Pastor, V., Recabarren Jara, O. Hábitat del gonfoterio (Gomphotheriidae) de Casablanca. *Anales Museo de Historia Natural de Valparaíso, Chile*. Volumen 30. Pp. 39-45

Vínculo en internet: http://www.mhmv.cl/636/articles-84353_archivo_01.pdf

CAPÍTULO 1.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Ámbito conceptual de la investigación

El presente estudio se encuentra enmarcado dentro de la disciplina de la Paleoecología, la cual puede considerarse como una parte de la Ecología, la cual está enfocada en el estudio de la abundancia y distribución de los seres vivos del pasado en relación con los ambientes inferidos a partir de los fósiles, en otras palabras, como exponen Birks y Birks (1980) *“la Paleoecología es la Ecología del pasado”*.

Aunque los objetivos de la Ecología y Paleoecología sean los mismos (Rull, 2010), el hecho de que los métodos utilizados en ambas sean diferentes, como consecuencia de los objetos que se estudian (seres vivos vs. fósiles), en la práctica, la Ecología y Paleoecología son dos campos de la ciencia que hasta muy recientemente han tenido un flujo de información limitado y sesgado. Sin embargo, los últimos años están suponiendo un cambio gracias al desarrollo de metodologías que confieren a la Paleoecología una mayor capacidad de contrastación y la coincidencia en la utilización de algunas técnicas, tales como el uso de los isótopos estables para inferir variables ambientales.

En el esquema clasificatorio de Jaksic (1988), la Ecología es considerada una rama de la Biología, que contiene disciplinas reconocibles por los niveles de organización que se analizan (por ejemplo, poblaciones y comunidades), las que a su vez, contienen subdisciplinas que se distinguen entre sí por enfoques de estudios particulares históricamente reconocibles. El taxón y el ambiente que se seleccionan a estudiar en estas disciplinas y subdisciplinas, son consideradas más bien de carácter “anecdótico”, porque

denotan elecciones personales de los ecólogos, antes que demandas lógicas de organización del estudio (Jaksic y Marone, 2007).

Como ya hemos indicado, este estudio se enmarca dentro del ámbito de la Paleoecología, que en su acepción comunitaria, puede considerarse como la perspectiva temporal a largo plazo sobre la estructura y funcionamiento de comunidades que ya no existen, o que han sido modificadas en mayor o menor medida con el paso del tiempo, según el punto de vista expuesto por Jaksic y Marone (2007). Según Andrews (1996) existen varios objetivos en los estudios de la Paleoecología: 1) documentar los cambios climáticos ocurridos en el pasado, 2) asociar cambios evolutivos a dichos cambios climáticos, 3) reconstruir las características del medio en el momento de la formación de los yacimientos fósiles, 4) buscar evidencias de cambios ecológicos o ambientales a lo largo del tiempo y 5) asociar los resultados de los análisis paleoambientales a los filogenéticos para relacionar los cambios evolutivos con los cambios ecológicos. La mayoría de estos objetivos pueden considerarse como relativos a la inferencia, quedando aquellos que relacionan los cambios ambientales o ecológicos con los cambios evolutivos dentro del ámbito de la paleoecología evolutiva.

Estos objetivos han sido abordados tradicionalmente en Paleoecología desde dos aproximaciones que difieren tanto en la metodología como en los sujetos de estudio:

- 1) los estudios autoecológicos, que analizan especies individuales.
- 2) los estudios sinecológicos, que se centran en las comunidades en su conjunto.

La distinción anterior, no implica una separación funcional entre estas escalas de organización, sino que refleja las diferencias en las metodologías que se han aplicado.

El ámbito específico de esta investigación, se enmarca dentro de los estudios autoecológicos que se caracterizan por analizar especies o poblaciones individuales. En el ámbito de la Paleoecología, los estudios autoecológicos tienen por objeto principal inferir la dieta y el hábitat de los organismos fósiles.

Como la inferencia paleoecológica se basa en mayor o menor medida en el actualismo, partiendo de este principio, la literatura ha planteado dos metodologías generales para inferir el modo de vida de las especies del pasado:

- 1) Análisis taxonómicos: consiste en asumir que el modo de vida de las especies extintas era similar al de las especies actuales más estrechamente emparentadas con ellas, y por tanto, se efectúa una transferencia de la información desde los taxones actuales a los extintos (Dood y Stanton, 1981).
- 2) Los estudios morfofuncionales: se fundamentan igualmente en los principios de la evolución, concretamente en el denominado "Factor Funcional" de la morfología (Seilacher, 1970), según el cual la morfología de los seres vivos si es adaptativa, debe ser funcional; las estructuras anatómicas muestran un diseño adaptado/adecuado a la función que desempeñan. La comprensión de este factor es útil en Paleoecología para realizar inferencias autoecológicas de organismos extintos. Este tipo de estudios también son denominados estudios ecomorfológicos, aunque otras corrientes mantienen que estos últimos sólo estudian la correlación entre morfología y ecología dejando de lado el análisis

de las causas detrás de dicha correlación. Los estudios morfofuncionales pueden incluirse dentro de lo que algunos autores (por ejemplo Andrews, 1996) denominan bajo el término más amplio de estudios funcionales, que abarcan también las inferencias realizadas a partir de los efectos que las actividades realizadas por los organismos dejan sobre sus restos (por ejemplo, análisis de microdesgaste dental) o los efectos de la ecología de los organismos sobre su composición química de sus tejidos (por ejemplo, análisis de isótopos estables).

1.2. Tipos de análisis para inferir la autoecología de los gonfoterios

Los análisis utilizados en este estudio fueron los análisis de isótopos estables, el análisis del microdesgaste dental y el análisis de los microfósiles procedentes del cálculo dental. Estos indicadores ambientales y climáticos (*proxies*) son considerados métodos independientes de la taxonomía (*taxon-free methods of palaeoecology*) (Andrews y Hixson, 2014).

En los últimos 50 años la Paleoecología ha visto un aumento de trabajos científicos dedicados a este campo de la ciencia acompañado de una diversificación de procedimientos, métodos de análisis y enfoques. En los enfoques más modernos de los últimos 50 años, ha tenido lugar una tendencia a reducir los análisis centrados en taxones específicos en favor de las metodologías que proporcionan una relativa independencia de la taxonomía (Andrews y Hixson, 2014). Esto se debe a que los fósiles que encontramos en los yacimientos corresponden en su mayoría a especies extintas, cuya ecología debe deducirse partiendo de una serie de supuestos basados en principios

actualísticos, poseen información ecológica incierta, proporcionando con ello una base incierta y difícilmente contrastable para la reconstrucción de hábitats pasados. En otras palabras, la extensión de los rasgos ecológicos de las especies actuales, a sus taxones fósiles más próximos, puede ser arriesgada y comprometer la fiabilidad de las interpretaciones.

La vinculación de unos rasgos ecológicos específicos a un fósil por su simple asignación a un grupo taxonómico concreto, puede mejorarse si se integra en un contexto que considere otros aspectos relevantes tales como la riqueza de especies en la comunidad a la que pertenece, la morfología funcional, (la base de la ecomorfología), ecología comunitaria y ecomorfología comunitaria (Andrews y Hixson, 2014).

Así, atendiendo a esto último, 1) la riqueza de especies se refiere a la existencia de patrones de diversidad en los hábitats y en el tiempo. Este es un fenómeno interesante, ya que sugiere límites finitos para la variación de los mamíferos en un área (Wolff, 1975). Por ejemplo, la riqueza de especies estaría restringida respecto a un área como consecuencia de sus adaptaciones a un clima determinado.

2) La ecomorfología de los mamíferos examina la morfología funcional de los animales en una fauna fósil en relación con el medio ambiente. Al comparar el patrón de morfologías presentes en una fauna, respecto a los patrones observados en especies recientes y de hábitats conocidos, se realizan inferencias sobre la gama de las probables adaptaciones presentes en los fósiles. La base teórica de estas inferencias, se deriva de la observación de que las especies de mamíferos que ocupan hábitats similares en todo el mundo tienden a mostrar adaptaciones paralelas o convergentes.

En este sentido, los análisis cuantitativos del desgaste de los dientes también han demostrado ser valioso como método ecomorfológico para reconstruir dietas en mamíferos fósiles. Los pioneros en este enfoque establecieron las grandes diferencias ecológicas existentes entre los ramoneadores (*browsers*) y los pastadores (*grazers*), pero gracias a los avances en las metodologías utilizadas en este campo, los métodos cada vez más refinados permiten hoy en día matizar dentro de estos dos grandes grupos haciendo posible una mayor diferenciación de distinciones dietarias. Por ejemplo, se han utilizado patrones de desgaste para estimar la dieta, particularmente el gradiente de desgaste o la diferencia de grados de desgaste entre los molares anteriores y posteriores. Sin embargo, los avances más relevantes han sido en el análisis de mesodesgaste y microdesgaste (Fortelius y Solounias, 2000). El primero evalúa las alturas y formas de las cúspides y los grados por los cuales se elevan sobre los valles entre ellos; y el microdesgaste evalúa el tamaño y la profundidad de las estrías (*scratches*) y depresiones o rasgos redondeados (*pits*) microscópicos que pueden ser detectados en la superficie del esmalte. Los dos métodos de análisis se complementan entre sí, ya que mientras que el primero proporciona señales en la dieta a largo plazo (a lo largo de la vida del individuo), y el último, proporciona información de la dieta respecto a los días o semanas antes de la muerte del individuo (Teaford, 1988).

3) La Ecología de las Comunidades: las comunidades de mamíferos se describen y analizan no por su contenido taxonómico sino por sus niveles de diversidad dentro de cada una de sus categorías ecológicas. Hay tres aspectos de las poblaciones de mamíferos que pueden identificarse en los

mamíferos fósiles y que se relacionan con su nicho ecológico: su tamaño corporal, el espacio que ocupan y su nivel trófico. Así, para cualquier especie de mamífero, la combinación de estas tres fuentes de información contribuye a inferir el nicho ecológico que ocupa y al cual puede estar adaptado. La combinación de estos datos para todos los mamíferos, en una comunidad de mamíferos fósiles se puede tomar para indicar el rango de nichos ecológicos ocupados por esa comunidad, y por tanto, definir la diversidad ecológica de la comunidad.

4) La Ecología Ecomorfológica: con el fin de hacer comparaciones dentro y entre los hábitats, las adaptaciones ecológicas mostradas por los análisis ecomorfológicos se analizan mejor a nivel de la comunidad. Para que esto suceda, sin embargo, es necesario mostrar que el mismo conjunto de medidas se puede aplicar tanto en diferentes grupos taxonómicos como en asociaciones modernas y fósiles. Una consecuencia de combinar muchos taxones filogenéticamente distintos, es que limita el número de variables relacionadas con el nicho, a aquellas que son consistentes con las morfologías de todas las especies utilizadas en el análisis. Por ejemplo, si bien el elemento postcraneal es similar y se adapta de forma parecida a las presiones de uso del espacio, la morfología cráneo-dental no lo hace. Es difícil idear ecomorfológicas dentales que proporcionen información que sea más informativa que las utilizadas en grupos taxonómicos para la reconstrucción del hábitat (la excepción a esto son los datos de isótopos estables). Esto se debe a que se puede encontrar una gran variedad de tipos de alimentos en hábitats superpuestos o incluso diferentes.

La conclusión general debe ser que ningún método de análisis paleoecológico está totalmente libre de la taxonomía. La única evidencia directa sobre la ecología de cualquier animal extinguido independientemente de su taxonomía, podría ser, tal vez, la señal isotópica conservada en sus dientes, aunque ésta se limita a lo que estaba comiendo durante el tiempo de formación de sus dientes (Andrews y Hixson, 2014). El microdesgaste dental podría mostrar un patrón masticatorio típico de un movimiento mandibular de un taxón particular, aunque claramente la evidencia del microdesgaste hoy en día es mostrarnos patrones de dietas no previstas por la función (teórica) morfológica.

Para ello, para poder comprender mejor la ecología y la evolución de los mamíferos, los *proxies* utilizados también deben adquirir una cierta independencia de la forma, o al menos desarrollar métodos en los que las interpretaciones no se basen en ella y puedan contrastarse con las interpretaciones derivadas del estudio de la forma. Esto es particularmente importante para las especies extintas que poseen una morfología dental que no siempre tienen un análogo moderno.

1.3. Temporalidad de los indicadores ambientales (*proxies*)

Los paleontólogos, al no tener registros instrumentales del pasado, han tenido que utilizar indicadores naturales, llamados *proxies*, para inferir cómo fueron las condiciones climáticas en el pasado y los procesos de cambio de las mismas. Esto se ha fundamentado porque los *proxies* pueden interpretar el pasado sin depender del registro instrumental (Sánchez-Rojas et al., 2011).

Los *proxies* pueden ser de naturaleza química, física o biológica y deben de cumplir con dos características principales. Primero, un *proxy* debe ser sensible a los cambios que se dan en el ambiente en el que se desarrolla, y segundo, también debe conservarse a través del tiempo de manera inalterada (Bradley, 2015).

En consecuencia, respecto a este estudio, para inferir las dietas y hábitats naturales, tanto los neontólogos como los paleontólogos han desarrollado una serie de *proxies* que dependen de ciertos análisis, como por ejemplo, del análisis del comportamiento, el análisis de los microfósiles del cálculo dental, el análisis del microdesgaste dental, los análisis de los isótopos estables, el contenido intestinal, la morfometría esquelética entre otros (Fig. 1).

Sin embargo, cuando se ha intentado integrar cada uno estos *proxies* en un estudio particular, se ha observado que cada uno de ellos pueden indicar un resultado diferente, por consiguiente, la interpretación global del estudio en cuestión, no siempre contará con la unanimidad interpretativa de cada uno de los *proxies*. Por ejemplo, puede darse el escenario en el cual tres *proxies* podrían soportar tres reconstrucciones diferentes de la dieta y hábitat (Davis y Pineda-Munoz, 2016). Esa situación puede deberse a que diferentes *proxies*, pueden registrar la dieta en un amplio rango de escalas temporales (Fig. 1), por ejemplo, el contenido estomacal puede promediar hasta una semana el alimento ingerido (Kararli, 1995), mientras que los tejidos como el pelo, pueden registrar una señal isotópica de la dieta a medida que van creciendo, de esta manera, podrían representar años o incluso décadas de la dieta de un mamífero (West et al., 2006).

Debido a que la dieta puede cambiar significativamente sobre la escala ontogenética (Kurle y Worthy, 2002), ecológica (Munro et al., 2006) y en escalas de tiempo evolutivas (Rivals y Semprebon, 2011; Rivals et al., 2012; Cerling et al., 2015), las reconstrucciones de la dieta también pueden cambiar según el así llamado “grano temporal y las medidas de extensión” (Martínez del Río, et al., 2009). Aunque las diferentes escalas temporales de *proxies* y la variabilidad de la dieta son ampliamente reconocidas, no considerarlas explícitamente pueden llevar a incongruencias percibidas en la dieta e inferencias cuestionables respecto a cualquier aspecto relacionado, tales como las reconstrucciones de paleohábitats o aspectos involucrados en la teoría del forrajeo (Davis y Munoz-Pineda, 2016).

1.3.1 Bioapatito

Debido a que el esmalte no sufre un proceso de remodelación una vez formado, su composición isotópica puede reflejar la información dietaria y climática, proveniente únicamente de aquel tiempo que ha transcurrido durante la formación del diente (Clementz et al., 2009).

El bioapatito del esmalte almacena un registro cronológico de los cambios isotópicos durante el tiempo de crecimiento del diente, que puede abarcar varios meses a unos pocos años. Esta propiedad se ha utilizado en muchos estudios en los que los patrones de variación de carbono intra-diente y las composiciones isotópicas de oxígeno en el esmalte, han sido interpretadas como un reflejo de la variación en el clima y la composición de la dieta durante el tiempo de formación del diente respectivo (Balasse, 2002).

A escala individual, estas resoluciones han abierto la puerta a muchas aplicaciones interesantes, por ejemplo, es posible hacer un seguimiento de la variación anual de las condiciones climáticas y la contribución estacional de las plantas C₃ y C₄ en ambientes naturales (Sharp y Cerling, 1998); la estimación de la tasa de crecimiento del esmalte (Fricke y O'Neil, 1996); la estación de nacimiento y la causa de muerte de animales domésticos o salvajes (Bryant et al., 1996; Gadbury et al., 2000).

1.3.2. Colágeno

El colágeno tiene una tasa de renovación (o reemplazo) muy lenta y tiene una vida media extremadamente larga en los huesos. De esta manera, podríamos esperar que los valores del colágeno óseo puedan integrar la composición isotópica de la dieta durante un período de tiempo mucho más largo que otros tejidos (Tieszen et al., 1983). Sin embargo, el período durante el cual las concentraciones isotópicas del tejido óseo reflejarán la señal isotópica de una dieta en particular, dependerá, en parte, de la tasa de reemplazo isotópica en ese tejido.

Los tejidos con un reemplazo isotópico rápido pueden reflejar una dieta reciente, mientras que aquellos con una rotación o renovación lenta reflejarán promedios en la dieta a largo plazo. La elección del tipo de tejido para el análisis isotópico dependerá de la pregunta ecológica de interés (Hobson y Clark, 1992). Por ejemplo, los análisis de isótopos estables realizados en el colágeno a partir de muestras de dentina, registrarán principalmente etapas

tempranas de la vida de un mamífero, en el momento que tiene lugar la mineralización de los dientes (en el caso de los proboscídeos, la señal puede indicar años), mientras que los análisis de isótopos estables realizados en el colágeno a partir del hueso reflejarán el promedio de vida de un animal.

1.3.3. Análisis del microdesgaste dental y análisis de los microfósiles desde el cálculo dental

El análisis del microdesgaste dental examina el desgaste microscópico registrado en el esmalte dental, presumiblemente a través de las últimas comidas consumidas por los mamíferos justo antes de la muerte (Grine, 1986). Por consiguiente, la remodelación de la señal del microdesgaste es más rápida que la señal interpretada por el análisis de mesodesgaste, el cual consiste en el examen de la morfología de la cúspide de los dientes (herramienta para inferir la abrasión relativa de la dieta versus la atrición). Esta diferencia, indica que el análisis del microdesgaste dental puede ser sensible a las variaciones estacionales, locales e individuales en la dieta y permite que los cambios en el comportamiento de la dieta sean interpretados antes de que se puedan observar cambios en la morfología cráneo-dental. Simultáneamente, también proporciona información dietaria más específica sobre los posibles alimentos consumidos en comparación con los análisis morfológicos que estos puedan proporcionar (Semperebon et al., 2016).

Los análisis de los microfósiles desde el cálculo dental, estudian las partículas que pueden quedar adheridas a las superficies de los dientes durante la masticación, tales como los fitolitos, granos de almidón, fibras y

diatoméas. Estos pueden proporcionar un registro dietario muy extenso de un animal (mínimo los últimos seis meses de la vida del animal) (Gobetz y Bozarth, 2001).

En consecuencia, la escala temporal de extensión que se utiliza en este estudio, es el llamado “extensión del organismo”; es decir, corresponde al período de tiempo, dentro de la vida de un individuo, en el cual es posible registrar la información de la dieta (Davis y Munoz-Pineda, 2016). Así, nuestro estudio representa diferentes escalas temporales; a partir de las primeras etapas de la vida de un animal (por ejemplo, el análisis en el bioapatito), el registro del promedio de larga duración (varios años) (por ejemplo, el análisis del colágeno óseo) hasta semanas antes de la muerte del animal (por ejemplo, el análisis del microdesgaste dental). La ventaja, es posible interpretar la dieta en diferentes momentos de la historia de vida del individuo.

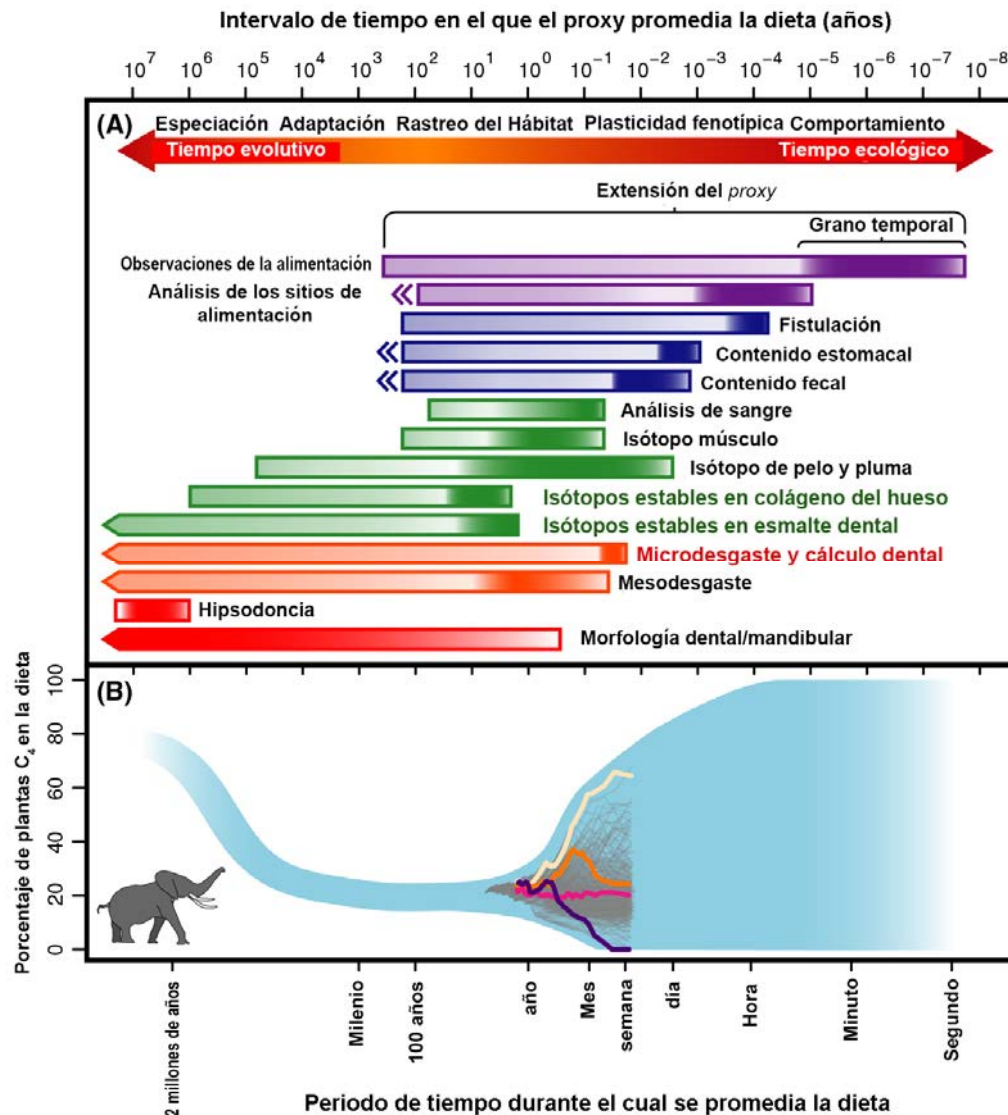


Figura 1. Las diferentes escalas temporales sobre las cuales los *proxies* registran la dieta. (A) La resolución de un *proxy* viene dada por su grano temporal. La extensión del *proxy* es el rango de tiempo durante el cual se puede utilizar un *proxy*. Los *proxies* marcados por el extremo puntiagudo, poseen rangos que se extienden más allá de los límites del gráfico. Los extremos de doble punta indican que los *proxies* pueden utilizarse en casos excepcionales en el registro fósil. (B) Se observa la dieta percibida por el elefante africano (*Loxodonta africana*), la cual depende del lapso de tiempo durante el cual se mide. El área con sombra azul representa los límites dietarios de los elefantes a diferentes escalas, estimadas a partir de la evidencia observacional y el registro fósil. Las líneas grises muestran las dietas reales a diferentes escalas, calculadas a partir de un registro isotópico observado en un estudio de 6 años (ver Cerling et al., 2009). Cuatro líneas se resaltan en color para mostrar cómo cambia la dieta percibida a medida que se promedia durante períodos de tiempo más largos (Modificado de Davis y Munoz-Pineda, 2016).

1.4. Formación de los dientes en los elefantes

Los mamuts, tal como los elefantes modernos, normalmente tenían seis dientes molariformes en cada cuadrante de su boca durante toda la vida, o 24 dientes en total (Laws, 1966). A diferencia de los dientes de muchos mamíferos, que se reemplazan desde abajo, los dientes de los elefantes crecen sucesivamente hacia adelante desde la parte posterior de la mandíbula (Shoshani, 1996). A medida que un diente anterior se desgasta, un nuevo diente entra por detrás para reemplazarlo, y el remanente del diente anterior eventualmente se cae (Laws, 1966).

Los proboscídeos nunca usan más de dos dientes simultáneamente en cada cuadrante de la mandíbula (Laws, 1966). Evolutivamente, los primeros tres dientes son premolares deciduos (Shoshani, 1996), dp2, dp3 y dp4, y los últimos tres dientes son molares, M1, M2 y M3. Sin embargo, Laws (1966) señala que en los elefantes, todos los dientes son técnicamente deciduos (es decir, se caen), y por consiguiente, sugiere referirse a ellos simplemente como M1 a M6. En este estudio seguiremos a Shoshani (1996).

El momento y la tasa de reemplazo del diente son esencialmente iguales para los elefantes africanos y asiáticos (Shoshani, 1996), y una progresión similar ocurrió en los mamuts (Haynes, 1991). En Laws (1966) y Haynes (1991) resumieron la cronología de los dientes del elefante africano, centrándose en la erupción y el grado de desgaste, que se puede utilizar para estimar la edad del animal. Sin embargo, ninguno de los investigadores se refirió específicamente a la edad a la que se formaron los dientes, que es la información crucial

necesaria para interpretar las composiciones isotópicas y los contenidos de los oligoelementos (por ejemplo, cobre, zinc, hierro etc.).

Los grandes dientes del elefante crecen durante un período de años o décadas, y algunas partes de un diente pueden desgastarse mientras otras partes aún se están desarrollando. Además, diferentes tejidos se desarrollan en diferentes momentos. Para todos los dientes, excepto el dp2, las placas se forman en secuencia de anterior a posterior (Maschenko, 2002). El primer tejido formado es la corona dentinaria de la placa más anterior, seguida del esmalte que la cubre. Luego, el cemento llena los huecos entre las placas. El cemento continúa formándose mientras el diente está desgastado (Maschenko, 2002). La formación de la raíz comienza después de que todas las laminillas de la corona están presentes, pero antes de que el cemento de la corona esté completamente formado, y continúa formándose durante algún tiempo después de que se completa la formación de la corona (Maschenko, 2002).

Se necesita más investigación sobre el crecimiento y la maduración del esmalte, la dentina y el cemento de los dientes de los proboscídeos, para determinar con precisión el momento de la formación de éstos, y posteriormente, la construcción y la aplicabilidad de un “modelo de elefante” para comprender mejor los molares fósiles de los proboscídeos (Metcalf, 2011). Sin embargo, las figuras y descripciones proporcionadas por Laws (1966), pueden utilizarse para definir un rango de edad, amplio, sobre el que se forma cada corona del diente. Se puede estimar el período de crecimiento de las coronas dentales del elefante al observar la etapa (o fecha) en la cual comienza la formación de cada diente (Fig. 2), la etapa en la cual las lamelas son visibles (lo que indica que la formación del esmalte está en desarrollo), y la

etapa en la que se alcanza el tamaño completo (número máximo de láminas representadas en las ilustraciones, incluidas las que no están desgastadas) (Fig. 2). Las edades se expresan como Años del Elefante Africano (AEA), según la calibración de Laws (1966) del estadio de los dientes a la edad real, y solo se aproximan a las “edades reales” de los dientes de los mamuts en los estadios sucesivos.

Existe evidencia que sugiere que la erupción y el desgaste de los dientes del mamut lanudo ocurrieron antes que los de *Elephas maximus* moderno (Maschenko, 2002), y presumiblemente también en *Loxodonta africana*. De hecho, las fotografías en Maschenko (2002) sugieren que la formación de las coronas del dp3 en los mamuts lanudos comienzan mucho antes del primer mes de edad, y puede haber sido completada hacia los 10-11 meses de vida, mientras que la corona del dp4 se formó casi en su totalidad después del nacimiento, y probablemente se completó antes de los 2 años de edad. Sin embargo, las fotografías de Maschenko no demuestran de manera concluyente si se ha depositado o no todo el espesor del esmalte, o si la maduración del esmalte está completa (Metcalf, 2011).

	M1 (dp2)	M2 (dp3)	M3 (dp4)	M4(M1)	M5 (M2)	M6 (M3)
Comienzo de la formación	0 prenatal	0 prenatal	0 prenatal	V (3 años)	X-XI (13-15 años)	XVI-XVII (26-28 años)
Lamelas presentes	I nacimiento	I nacimiento	II-III (0.5-1 años)	VI (4 años)	XI (15 años)	XVII (28 años)
Tamaño completo alcanzado	I nacimiento	IV (2 años)	V (3 años)	XI (15 años)	XVII (28 años)	XXIII (43 años)
Formación de la corona	0 prenatal	0-IV (prenatal-2 años)	0-V (prenatal -3 años)	V-XI (3-15 años)	X-XVII (13-28 años)	XVI-XXIII (26-43 años)
Lamelas en el desgaste	I-III (0-1 años)	II-VII (0.5-4 años)*	IV-X (2-13 años)	VIII-XVI (8-26 años)	XII-XXII (18-39 años)	XIX-XXX (32-60 años)
Perdida de los dientes	IV (2 años)	VI-VII (4-6 años)	XI (15 años)	XVII (28 años)	XXII-XXIII (39-43 años)	Muerte

Figura 2. Momento de la formación y el desgaste de los dientes en los elefantes africanos modernos (*Loxodonta africana*), basado en Laws (1966). La nomenclatura de los dientes es como se describe en el texto. El tamaño completo alcanzado, se determinó contando el número de lamelas representadas en las figuras presentadas en Laws (1966). Los números romanos son los estadios definidos por Laws (1966). Las edades verdaderas en Años del Elefante Africano, son calibradas por Laws (1966), y se dan entre paréntesis (Modificado de Metcalf, 2011).

1.5. Problema del estudio

Una de las máximas aspiraciones de los paleoecólogos es comprender la dinámica de las comunidades del pasado; es decir, estudiar las consecuencias de las interacciones entre las diversas especies y su relación con un hábitat determinado. Sin embargo, este tipo de estudios escasean en la literatura. Básicamente, porque la autoecología de muchas especies de mamíferos que conforman la comunidad son prácticamente desconocidos.

En el contexto del registro fósil de Chile, los estudios paleoecológicos de mamíferos fósiles del Pleistoceno Superior son extremadamente escasos. Quizás, el único estudio que podría catalogarse como estrictamente paleoecológico, es aquel desarrollado respecto al gremio carnívoro y herbívoros fósiles en la Patagonia Austral de Chile (51°–53°S) (Prevosti y Martín, 2013).

La carencia de estudios en Chile está relacionada principalmente por dos factores: primero, la ausencia de diversidad de especies fósiles, y segundo, la ausencia de marcos cronológicos respecto a los pocos yacimientos que existen. Por consiguiente, de acuerdo al estado del arte actual del registro de mamíferos fósiles de Chile, – al menos entre los 31° y 42°S – este no reúne las condiciones metodológicas para realizar un estudio de Paleoeología de Comunidades o Sinecología. Sin embargo, este escenario no limita o no debe limitar (sobre todo en Paleontología), que se realicen estudios autoecológicos, y que a partir de estos estudios, se puedan desprender hipótesis e inferencias

sobre las relaciones ecológicas entre las especies, y su posterior relación con el ambiente.

La pregunta más general y obvia, es cómo eran las relaciones tróficas, el ambiente y el clima durante el Pleistoceno Superior de Chile. De esta manera, debido a la baja diversidad de especies, y según los criterios utilizados en esta tesis, el único mamífero terrestre extinto que potencialmente podría acercarnos a responder este tipo de preguntas, son los gonfoterios. Por esta razón, en esta tesis doctoral se ha decidido estudiar su autoecología.

1.6. Justificación de la importancia del estudio de los gonfoterios

En esta investigación se han seleccionado a los gonfoterios como objeto de estudio en base a una serie de criterios:

- 1) En primer lugar, el registro fósil más abundante de mamíferos en Chile corresponde a los gonfoterios. Específicamente, los molares fósiles.
- 2) En segundo lugar, los gonfoterios corresponden a uno de los mamíferos más estudiados desde el punto de vista ecológico en el Pleistoceno de América del Sur (por ejemplo, Sánchez et al., 2004; Asevedo et al., 2012; Domingo et al., 2012; González-Guarda et al., 2017), lo cual permite tener un nutrido marco de antecedentes ecológicos, así, se puede realizar comparaciones más robustas con la información extraída en este estudio.
- 3) En tercer lugar, desde el punto de vista del comportamiento de la dieta, los investigadores han consensuado que los gonfoterios son generalistas y oportunistas (Pérez-Crespo et al., 2016). Por consiguiente, la composición dietaria registrada en estos proboscídeos, debería reflejar las condiciones

ambientales locales en las cuales ellos estaban viviendo, y no tanto su dieta adaptativa óptima (Rivals et al., 2015; Zhang et al., 2017).

4) En cuarto lugar, los proboscídeos son denominados modeladores ecológicos (Barnosky et al., 2016), por tanto, constituyen un factor clave para considerarlos en una interpretación ambiental, debido a que los megaherbívoros alcanzan poblaciones con alta biomasa capaces de alterar la vegetación a gran escala (Malhi et al., 2016).

5) En quinto lugar, los proboscídeos son considerados bebedores obligados (Kohn et al., 1996); es decir, necesitan beber constantemente para mantener el buen funcionamiento del proceso osmorregulador. De esta manera, el bioapatito, especialmente desde el esmalte dental, es potencialmente un buen indicador de los valores de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ de las aguas meteóricas locales (Kovács et al., 2015). Adicionalmente, con aquellos valores, indirectamente se puede interpretar el régimen climático y deducir la vegetación adaptada a ese tipo de clima.

6) Todo lo anterior se refuerza con la relevancia de estudiar la autoecología de los gonfoterios provenientes desde el territorio chileno, ya que, respecto a la interpretación paleoambiental del Pleistoceno Superior, Chile constituye una de las áreas más estudiadas de América del Sur (Moreno et al., 2015), lo cual ofrece una oportunidad única para comparar los resultados de esta investigación respecto a la interpretación de otros *proxies* (por ejemplo, polen, alquenones y glaciares) que han ayudado a reconstruir el paisaje del Pleistoceno chileno.

En definitiva, debido a la escasez de los estudios acerca de los mamíferos terrestres fósiles de Chile, el análisis de los gonfoterios constituye un excelente indicador paleoambiental y paleoclimático.

1.7. Interrogantes y objetivos de la investigación

Las preguntas principales de este estudio y su objetivo respectivo fueron las siguientes:

1) ¿Qué concordancia existe entre la señal dietaria que proporciona cada uno de los *proxies* utilizados, y las posteriores interpretaciones ambientales que se derivan del registro dietario?

El objetivo propuesto fue la interpretación de la dieta. Es decir, distinguir entre el consumo de vegetación arbórea (por ejemplo, árboles y arbustos), no arbórea (hierbas y pastos) y/o mixta (consumo equilibrado entre vegetación arbórea y hierbas).

2) ¿Qué concordancia existe entre las interpretaciones procedentes de los *proxies* utilizados en este estudio y aquellos utilizados en estudios previos (por ejemplo, polen, alquenones y glaciares)?

El objetivo propuesto fue la interpretación del ambiente. Es decir, distinguir si el ambiente, desde el punto de vista vegetacional, si los alrededores donde vivieron los gonfoterios fue más forestado o más abierto; y desde el punto de vista climático, si el clima fue más o menos cálido, frío, árido y húmedo.

De estas preguntas principales, secundariamente se han derivado las siguientes preguntas:

- 1) ¿Qué implicancias paleoclimáticas y paleoambientales poseen los datos presentados en esta investigación?
- 2) ¿Existe alguna relación entre los valores isotópicos de los gonfoterios y otros herbívoros fósiles de Chile?
- 3) ¿Qué relación isotópica existe entre la interpretación ambiental/climática y de la dieta obtenida a partir de los materiales fósiles, y los datos isotópicos de la fauna y vegetación actual de Chile?
- 4) ¿Existe una diferencia significativa entre la autoecología de los gonfoterios de Chile y aquellos que habitaron otras localidades de América del Sur?

Cada una de estas preguntas se han tratado de responder utilizando ciertas metodologías explicadas en el Capítulo Métodos.

CAPÍTULO 2.

2. TAXONOMÍA Y FILOGENÍA DE LOS GONFOTERIOS. ESTADO DEL ARTE.

2.1. La evolución de los gonfoterios

La historia evolutiva de los proboscídeos señala que la familia Gomphotheriidae, es la que posee el mayor número de taxones, así como de registros en una gran extensión geográfica y estratigráfica (Shoshani, 1998).

El grupo tuvo una gran radiación durante el Mioceno temprano (hace 20 millones de años), desde el este de África y Eurasia. Esta radiación es considerada la segunda más grande del orden Proboscidea.

En los gonfoterios (nombre común para los miembros de la familia Gomphotheriidae), tuvieron como principal novedad evolutiva, el desarrollo de molares de gran tamaño, así como el aumento en el número de los lofos/lófidos en los molares bunodontos o zigodontos (por ejemplo, Sanders et al., 2010). Además, sumaron el cemento y los cónulos, en las zonas cercanas a la línea media de los molares (Sanders et al., 2010).

Uno de los rasgos distintivos del grupo, es que al desgastarse la superficie oclusal (principalmente los lofos/lófidos y cónulos) producto de la masticación, se forma una figura parecida a un trébol (Lambert y Shoshani, 1998) (Fig. 3). Respecto a las defensas, estas aumentaron de tamaño en el tiempo geológico y se diferenciaron en cada taxón al momento de las diversificaciones filogenéticas (Shoshani y Tassy, 1996, Sanders et al., 2010). En los grupos con defensas en la mandíbula, presentes en los gonfoterios basales (por ejemplo, *Gomphotherium angustidens*), al ser observadas en un corte transversal (Lambert y Shoshani, 1998), se detectaron que estas son redondeadas u ovaladas.

Otro rasgo distintivo, es que la fosa nasal se ensanchó en comparación a las otras familias de proboscídeos (Shoshani y Tassy, 1996, Lambert y Shoshani, 1998).

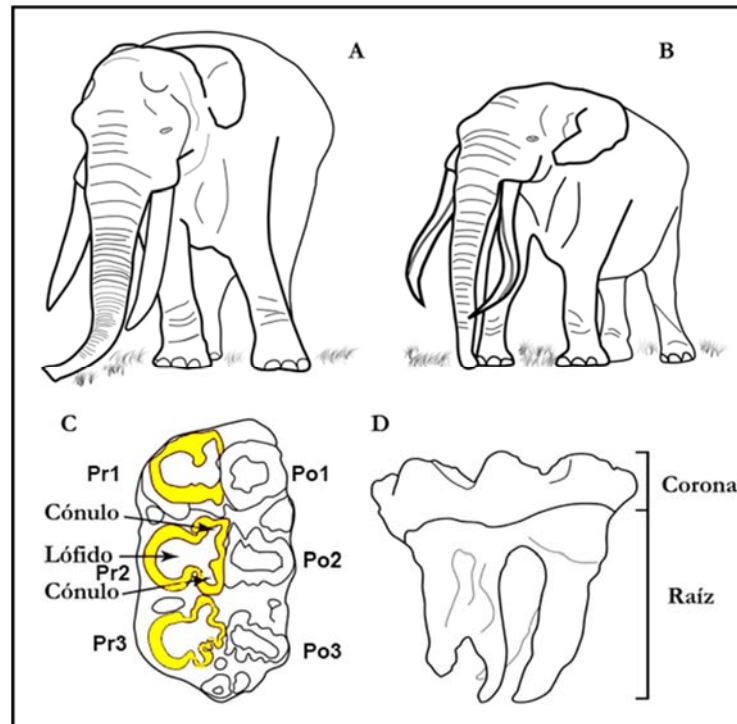


Figura 3. Rasgos anatómicos de los gonfoterios de América del Sur. **A.** En *Notiomastodon platensis* las defensas pueden o no presentar banda de esmalte; **B.** En *Cuvieronius hyodon* las defensas se curvan en espiral y hay presencia de banda de esmalte en ellas; **C.** Esquema de un m2 (molar inferior izquierdo). En amarillo, figuras en forma de trébol (desgaste de lófidos y cónulos). Pr: pretito, Po: postrito; **D.** La corona y raíz de m2 (en vista labial) (Modificado de Recabarren, 2016).

Los gonfoterios persistieron en África hasta el Plioceno - Pleistoceno, hace 2.5 millones de años, y los últimos registros en Eurasia datan hasta el Mioceno tardío, aproximadamente hace 7 millones de años (Shoshani y Tassy, 1996).

Para alcanzar América del Norte, probablemente los gonfoterios usaron el corredor formado por el puente de Bering. En esa zona de América, las edades de los fósiles de gonfoterio fluctúan desde el Mioceno Tardío,

aproximadamente hace 13 millones de años, hasta el Pleistoceno – Holoceno 11 mil años atrás (Shoshani y Tassy, 1996). Desde aquí, se dispersaron hacia América del Sur, llegando hasta las zonas más australes del continente.

La llegada de los proboscídeos a América del Sur, se produjo debido a que, (aproximadamente hace 3 millones de años atrás, en el Plioceno Medio) se conectaron la zona norte y sur del continente Americano en el Istmo de Panamá (Leigh et al., 2014). Este proceso es conocido como el Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) (Leigh et al., 2014). De las tres familias de proboscídeos conocidos en América del Norte; Elephantidae (mamut), Mammutidae (mastodonte americano) y Gomphotheriidae (gonfoterio), solo esta última posee registros en América del Sur (Mothé et al., 2017).

2.2. Morfología general

Los gonfoterios de América del Sur, se caracterizan por ser dibelodontos, esto quiere decir que solo poseen en la edad adulta defensas superiores (Hoffstetter, 1952). Estas tienen una longitud cercana al metro en algunos casos y se presentan casi rectas, con curva o con torsión leve a pronunciada. Las defensas pueden presentar una línea de esmalte en adultos o solo hasta juveniles. Son brevirostros, lo cual significa que la sínfisis mandibular es corta y curvada hacia abajo.

La erupción molar ocurre en la dirección horizontal, desde la parte posterior hasta la parte frontal de la mandíbula. En general, solo uno o dos molares están en uso en cada mitad de la mandíbula al mismo tiempo. El molar se desgasta severamente durante el período de uso y, a medida que se forma un

nuevo molar, gradualmente se mueve hacia adelante y reemplaza al molar desgastado en uso (Mothé et al., 2010). Cada molar posterior tiende a ser más grande y tener una superficie de la corona más compleja que el diente anterior (Mothé et al., 2010). Sus molares intermedios (Dp4/dp4, M1/m1 y M2/m2) son trilofodontos, tres lofos/lófidos sucesivos. Los molares son braquiodontos, bunodontos o subhypsodontos y presentan una pequeña curvatura interna o externa en los lofos/lófidos terminales (Alberdi et al., 2002, Hoffstetter, 1952; Lambert y Shoshani, 1998). Los M3/m3 (Fig. 4 y Fig. 5) tienen cuatro lofos/lófidos sucesivos, llegando a tener hasta seis, seguido de un talón/talónido robusto (Lambert y Shoshani, 1998, Alberdi et al., 2002). Su cráneo es braquicéfalo, parecido al de los elefantes actuales (Alberdi et al., 2002).

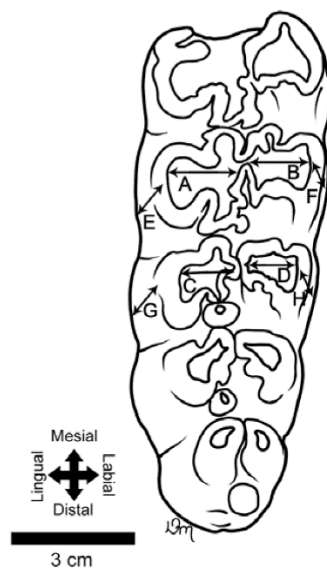


Figura 4. Diagrama de un diente izquierdo M3 de *Stegomastodon waringi* con las medidas de las regiones (vista oclusal). A) Ancho mayor de la depresión de la cúspide del metalófono lingual. B) Ancho mayor de la depresión de la cúspide del metalófono labial. C) Ancho mayor de la depresión de la cúspide del tritolófono lingual. D) Ancho mayor de la depresión de la cúspide del tritolófono labial. E) Altura mayor de la cúspide del metalófono lingual. F) Altura mayor de la cúspide del metalófono labial. G) Altura mayor de la cúspide del tritolófono lingual. H) Altura mayor de la cúspide del tritolófono labial (Modificado de Mothé et al., 2010).



Figura 5. Fotografía de un tercer molar de gonfoterio procedente de la Isla Grande de Chiloé (42°S), Chile.

2.3. Los gonfoterios de América del Sur

El registro fósil de los gonfoterios está circunscrito en las épocas comprendidas entre el Pleistoceno medio–Holoceno temprano (781.000 y 11.000, respectivamente).

Los yacimientos en los cuales han sido registrados, están principalmente en los márgenes oeste y este de América del Sur. Estos márgenes se ubican en zonas de altura, cercanas a la Cordillera de los Andes, relacionadas a clima templado-frío, o en zonas de altitudes más bajas, asociadas a planicies, de ambientes templado-cálidos (Prado et al., 2005).

En los últimos años, la taxonomía de los gonfoterios de América del Sur ha sido fuertemente discutida. Las causas son varias, entre ellas las producidas por las múltiples sinonimias, producto de la asignación de valor diagnóstico a elementos anatómicos que no revestían tal importancia (por ejemplo, los

molares). Esta situación dio origen a géneros y especies mal definidos. Así, estas dificultades provienen ya desde los orígenes de los estudios de los gonfoterios de América del Sur, y que se mantienen hasta la actualidad, dando lugar a un débil consenso respecto a la definición de algunos grupos.

Desde comienzos de la década de los noventa, se han hecho esfuerzos por sintetizar todas estas sinonimias y ordenar toda la clasificación de la familia en América del Sur.

En este sentido, una de las formas para ordenar la clasificación fue criticar el modelo de distribución geográfica del grupo, el cual indica que la distribución de los gonfoterios se dio en dos grandes zonas, en altitudes cordilleranas y en las llanuras (Alberdi et al., 2002). Sin embargo, en Mothe y Avilla (2015) argumentaron que esta hipótesis biogeográfica de "dispersión de dos rutas" (por ejemplo, indicada en Prado et al., 2003), y paralelamente, de acuerdo a estas se identificaban los proboscídeos en América del Sur, constituye un argumento circular: si el espécimen se registró en una llanura del sur o en el este de América del Sur, se reconocería como *Stegomastodon* (actualmente es *Notiomastodon platensis* para América del Sur); pero si fue registrado en los Andes, era reconocido como *Cuvieronius hyodon*. Por tanto, la taxonomía de los proboscídeos de América del Sur se basó principalmente en la distribución geográfica, y no en el reconocimiento de las características morfológicas diagnósticas. Por tanto, siguiendo las revisiones morfológicas de Mothé et al., (2012) y Mothe y Avilla (2015), los especímenes diagnósticos de proboscídeos de América del Sur revelaron un patrón de distribución geográfica diferente.

La especie *Notiomastodon platensis* está ampliamente registrada en casi todos los países de América del Sur (excepto Guyana, Guayana Francesa y

Suriname) en localidades andinas de tierras altas como en Colombia (Nemocon, Cundinamarca), Ecuador (Punin, Chimborazo) y Perú (Leclishpampa, Lima). También en varias localidades de tierras bajas en Argentina, Chile, Brasil, Paraguay y Uruguay (Prado et al., 2003; Mothe et al., 2012; Mothe y Avilla, 2015).

La especie *Cuvieronius hyodon* solo se reconoció en Bolivia, Perú y Ecuador, también desde tierras bajas a localidades más altas. De hecho, las localidades en América del Sur con presencia de *Cuvieronius hyodon* son escasas, aunque los materiales del área de Tarija (Bolivia) son abundantes (Mothé et al., 2017). En América del Norte y Central, *Cuvieronius hyodon* también posee registros desde tierras bajas hasta las tierras altas (Arroyo-Cabral et al., 2007).

En Mothe y Avilla (2015), argumentaron que la distribución biogeográfica discontinua de *Cuvieronius* en el norte de América del Sur puede sugerir que este taxón estuvo ausente en esta área, o más probablemente, aquellos restos diagnósticos que permitan una diferenciación entre los taxones, aún no se han dilucidado. En consecuencia, la idea tradicional de una "altitud típica" exclusiva para identificar a los proboscídeos de América del Sur, ya no debería utilizarse (por ejemplo, Mothé et al., 2017).

Sin perjuicio de lo anterior, se han diferenciado anatómicamente a las especies *Notiomastodon platensis* y *Cuvieronius hyodon*.

El género *Cuvieronius* es endémico de América, se le conoce desde el Plioceno tardío y persiste en América del Norte hasta el fin del Pleistoceno, migrando a América del Sur durante el GIBA (Lambert y Shoshani, 1998, Leigh et al., 2014). Existe consenso para designar a la especie *Cuvieronius hyodon*

como una especie válida para el género *Cuvieronius*, y que habitó América del Sur. La especie se caracteriza por tener el cráneo largo y bajo, poseer defensas superiores, de sección subcircular con una torsión en forma de espiral, hacia afuera o hacia dentro (Prado et al., 2005). En las defensas se observa una banda de esmalte que sigue la espiral (Prado et al., 2005). En esta especie, los alvéolos, el lugar donde nacen las defensas superiores, se proyectan hacia el exterior de la línea media del cráneo (Prado et al., 2005). Los individuos juveniles presentan defensas en la mandíbula, las que en etapa adulta ya no se observan.

Antes de referirme a la especie *Notiomastodon platensis*, existe una problemática respecto al supuesto género *Haplomastodon*, definido en base a su única especie *Haplomastodon chimborazi*, caracterizado por un cráneo alto y con defensas curvadas, y sin banda de esmalte, el cual fue integrado al género *Stegomastodon* (Lucas y Alvarado, 2010). Sin embargo, todavía existen autores que defienden la validez del género *Haplomastodon* (Lucas y Alvarado, 2010). Los fósiles clasificados como *H. chimborazi*, están presentes en Perú, Brasil, Ecuador, Venezuela y Colombia (Ferretti, 2008).

El género *Stegomastodon* (en la literatura actualmente se conoce como *Notiomastodon* para América del Sur) es conocido en América del Norte desde el Plioceno hasta Pleistoceno temprano (Lucas et al., 2011). Dentro del género se han reconocido tres especies: *S. primitivus*, la que es considerada la más primitiva y cuyas características principales indican que sus defensas superiores son curvadas, poseen M2/m2 trilofodontos, M3/m3 pentalofofos, y en algunos casos un sexto lofo/lófido poco desarrollado (Lambert y Shoshani, 1998). La especie *S. mirificus*, la cual es considerada la más derivada y está

caracterizada por defensas superiores curvadas hacia arriba, sin banda de esmalte en ellas, posee un M2/m2 trilofodonto, en algunos casos un cuarto lofo/lófidos, poco desarrollado (Lambert y Shoshani, 1998). Sus M3/m3 poseen seis lofos/lófidos, llegando a tener hasta siete y medio. Finalmente, *S. aftoniae* corresponde a un gonfoterio descrito en base a un M3 de siete lofos y un talón (Lambert y Shoshani, 1998).

Históricamente, en América del Sur se han descrito dos especies para el género *Stegomastodon*: las especies *S. platensis* y *S. waringi* (Alberdi et al., 2002, Prado et al., 2005) (Fig. 6). Sus fósiles han sido datados con edades que van desde el Pleistoceno Medio a Superior (Alberdi et al., 2002, Prado et al., 2005). La especie *S. platensis* se caracteriza por tener un cráneo corto y alto, con una tamaño corporal similar al de un elefante asiático actual. Sus defensas son largas y macizas, con una pequeña curvatura hacia arriba en algunos casos. Las defensas no presentan esmalte en adultos, ni torsión. Los alvéolos que contienen las defensas, son cercanos a la línea media del cráneo (Prado et al., 2005). Sus molares M2/m2 son trilofodontos y los M3/m3 son tetralofodontos o pentalofoodontos (Prado et al., 2005). La morfología oclusal de los molares superior e inferior, se complica debido a la presencia o ausencia de cónulos y coneletes centrales (Cabrera, 1930; Prado et al., 2005). Sus fósiles son típicos en la Región Pampeana de Argentina, y sobre todo, frecuentes en las áreas de Buenos Aires, Córdoba, Santa Fe, y en la provincia de Entre Ríos. También se encuentran en Uruguay, Paraguay y Chile (Prado et al., 2005, Recabarren et al., 2014). La especie *S. waringi* se caracteriza por poseer un cráneo corto y alto, de tipo elefantoideo pero menos pronunciado que en *S. platensis*, y menos deprimido que en *Cuvieronius* (Alberdi et al., 2002). Las

defensas en los adultos son relativamente rectas o con una ligera curvatura hacia arriba, además de una torsión muy pequeña (Alberdi et al., 2002). Presentan una banda de esmalte en los individuos juveniles, la cual no se observa en los individuos adultos (Alberdi et al., 2002, Prado et al., 2005). Al igual que en *S. platensis*, los M2/m2 son trilofodontos. La morfología de los molares M3/m3 en su superficie oclusal es compleja, con una marcada tendencia al desplazamiento de los conos internos frente a los externos (Alberdi et al., 2002, Prado et al., 2005). Sus fósiles se registran en Perú, Ecuador, Venezuela y Brasil (Prado et al., 2005).

Estudios posteriores han desestimado las diagnósis que separan a las dos especies de *Stegomastodon* (Mothé et al., 2012). Esto debido a que las características que separan a los gonfoterios de “llanura” son mínimas y no deberían considerarse para diferenciar a los taxones a nivel específico. Incluso el género *Stegomastodon* ha sido puesto en duda en América del Sur (Ferretti, 2008, Lucas y Alvarado, 2010; Mothé et al., 2012; 2013). Una de las razones que se da para esto, es que no cuenta con un registro fosilífero incuestionable en América Central (Lucas y Alvarado, 2010). En su lugar, se incluye al género *Notiomastodon* (Mothé et al., 2012). Este género, endémico para América del Sur, fue descrito tomando como holotipo la especie *Notiomastodon ornatus* (Cabrera, 1930). Sus características principales serían una mandíbula con una sínfisis corta y sin defensas en ella. Las defensas superiores se curvan hacia arriba y presentan una banda de esmalte lateral. Sus molares son bunodontos, con los lofos/lófidos acompañados de cónulos accesorios, los cuales al desgastarse producen una doble serie de figuras en forma de trébol.

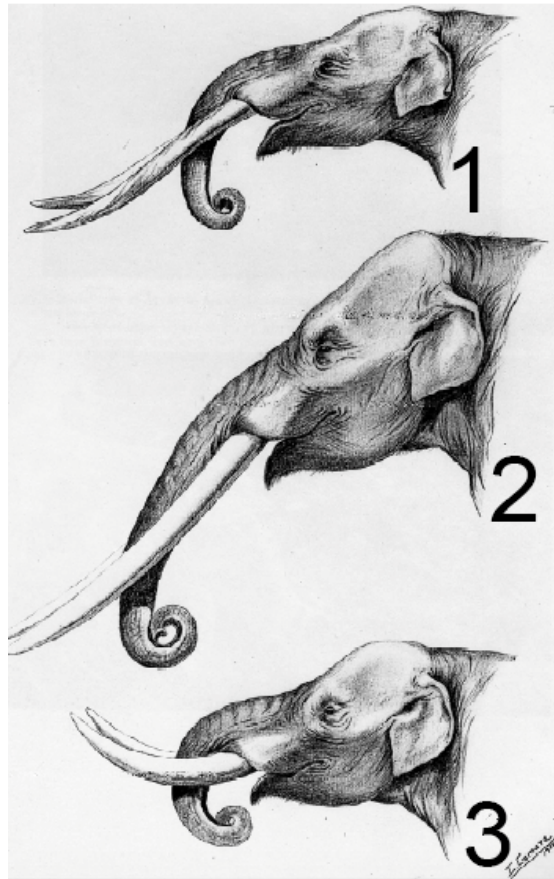


Figura 6. Se observan tres dibujos de gonfoterios que representan a machos adultos (Tomado de Simpson y Paula Couto, 1957). 1. *Cuvieronius hyodon*, 2. *Stegomastodon platensis*, 3. *Stegomastodon waringi*. (Modificado de Recabarren, 2007).

Por consiguiente, en estudios recientes se presentaría una nueva especie y única, la especie *Notiomastodon platensis* (Lucas y Alvarado, 2010). Esta nueva especie englobaría todas las características atribuibles al género *Stegomastodon* presente en América del Sur. Además agregaría la presencia de esmalte en las defensas en los individuos en estado adulto, lo que antes no se tomaba como atributo para los *Stegomastodon* (Mothé et al., 2012).

La edad más antigua de los gonfoterios de América del Sur también ha sido debatida. La especie *Amahuacatherium peruvium* fue presentada como el gonfoterio más antiguo de América del Sur (Campbell et al., 2000). Los fósiles de esta especie se relacionaron con sedimentos que tienen una edad Mioceno

tardío, alrededor de 9.5 millones de años (desde el Amazonas de Perú) (Campbell et al., 2000). Su descripción lo identifica como un gonfoterio tetrabelodon (cuatro defensas), que mantuvo sus defensas en la mandíbula brevírostra. Sus molares presentan en una vista oclusal, un patrón complejo (Campbell et al., 2000). Sin embargo, su validez taxonómica y edad fueron fuertemente cuestionados (Lucas et al., 2013). Algunos incluso lo relacionan al género *Stegomastodon*, aunque esto nunca ha sido puesto a prueba (Prado et al., 2005). Una de las razones indirectas para no aceptar esta edad, es que no hay registro de proboscídeos hasta el Pleistoceno Medio en América del Sur (Prado et al., 2005).

2.4. Los gonfoterios de Chile

En Chile, la distribución geográfica de los fósiles de gonfoterio se da principalmente en los llanos centrales (Depresión Central), Cordillera de la Costa y zonas costeras (31°S–42°S) (Frassinetti y Alberdi, 2000).

Al comienzo de las investigaciones respecto a los gonfoterios de Chile, los análisis estadísticos realizados en molares reconocieron un solo tipo de proboscídeo; los gonfoterios de altura (*Cuvieronius hyodon*). Los cuales podrían haber utilizado el margen oeste del continente para arribar a Chile (Frassinetti y Alberdi, 2000).

Con el tiempo, cabe destacar que en el sitio Tagua-Tagua (34°S) han sido reportadas las dos formas de gonfoterios, los gonfoterios cordilleranos y los gonfoterios de llanura (Frassinetti y Alberdi, 2005). Esto luego de que se reconstruyeran los alveolos de un premaxilar de gonfoterio.

Análisis posteriores, con fósiles de las zonas comprendidas entre la Región de los Ríos y la Región de Los Lagos (39°39' a 42°49' S), han identificado solo gonfoterios de llanura, probablemente hasta Chiloé (Recabarren et al., 2014). En Labarca y Alberdi (2011) revisaron nuevamente los materiales chilenos, reconociendo sólo el género *Stegomastodon* en el Centro–Sur de Chile (Fig. 7). De acuerdo a la revisión de Mothé et al., (2012), los gonfoterios del Centro–Sur de Chile son asignados a *Notiomastodon platensis*.

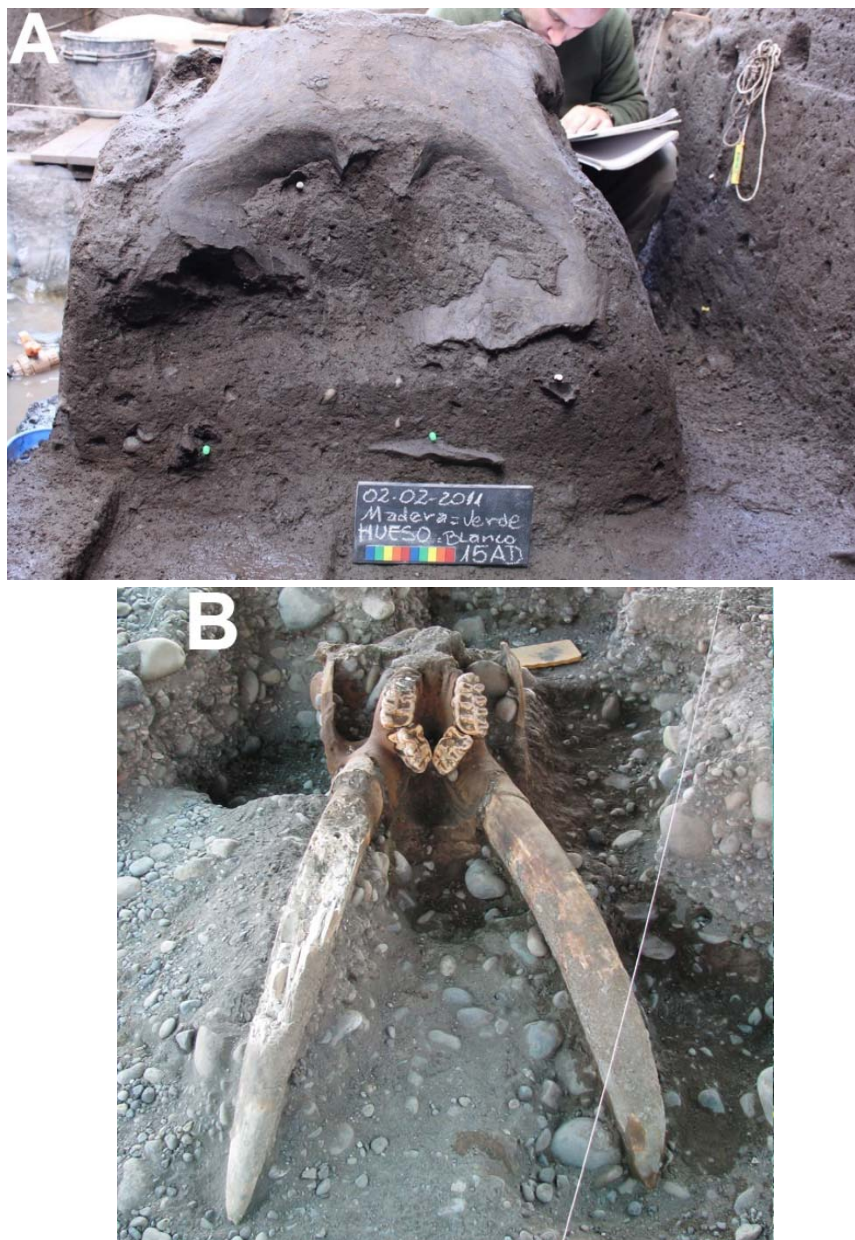


Figura 7. Se observa el cráneo de *Notiomastodon platensis* procedente desde el sitio Pilauco (40°S) (A) y el cráneo, molares y defensas desde el sitio El Trebal (33°S) (B).

Finalmente, Mothé et al., (2017) sugieren que solo *Notiomastodon platensis* habitó Chile durante el Pleistoceno (Fig. 8).



Figura 8. Actualización de las áreas de distribución geográfica de *Cuvieronius hyodon* (patrón de líneas cruzadas) y *Notiomastodon platensis* (patrón de líneas paralelas) en América del Sur. Tenga en cuenta que ambas áreas se superponen solo en Ecuador (Modificado de Mothé et al., 2017).

CAPÍTULO 3.

3. SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA DEL ÁREA DE ESTUDIO

3.1. Situación Geográfica y localidades del área de estudio

Los grandes rasgos de la biogeografía chilena (Villagrán et al., 2005) están determinados principalmente por:

- 1) la elongación meridional del territorio (18° – 56° S);
- 2) su posición geográfica en el borde occidental del continente de América del Sur;
- 3) y su posición en el borde oriental de la Cuenca Pacífica del Hemisferio Sur (Fig. 9).

Varias consecuencias se derivan de esta situación. La presencia de la Cordillera de los Andes a lo largo de todo el territorio chileno, de una parte del sistema de montañas circum-Pacífico, situadas en los bordes activos de las placas tectónicas, extendiéndose por más de 4000 kilómetros y con altitudes que sobrepasan los 6000 metros (Zeil, 1979). Este rasgo, provoca un severo efecto de sombra de lluvias en los sistemas climáticos del continente, aislando y singularizando la flora y vegetación del borde del océano Pacífico de América del Sur en comparación con los territorios existentes al oriente de la Cordillera de los Andes (Villagrán et al., 2005).

Específicamente, el área estudiada en esta tesis doctoral, comprende desde el área de Los Vilos ($31^{\circ}55'S$ – $71^{\circ}30'O$) (Región de Coquimbo; IV Región) hasta el área de Castro ($42^{\circ}28'S$ – $73^{\circ}45'O$) (Región de los Lagos; X Región) (Fig. 10).



Figura 9. Situación geográfica de Chile.

3.2. Situación Geológica

El ciclo actual de la convergencia océano-continente comenzó en el periodo Jurásico después de la desintegración del supercontinente de Gondwana, y ha continuado desde entonces con grados variables de oblicuidad. En Chile, durante la evolución del orógeno andino (a partir de los 550 Ma), es posible distinguir cinco períodos principales separados. El último de estos períodos, durante el Jurásico temprano-tardío hasta el presente, se

caracteriza por una ruptura continental y representa el ejemplo arquetípico de un cinturón montañoso relacionado con el intenso proceso de subducción actual (Moreno y Gibbons, 2007).

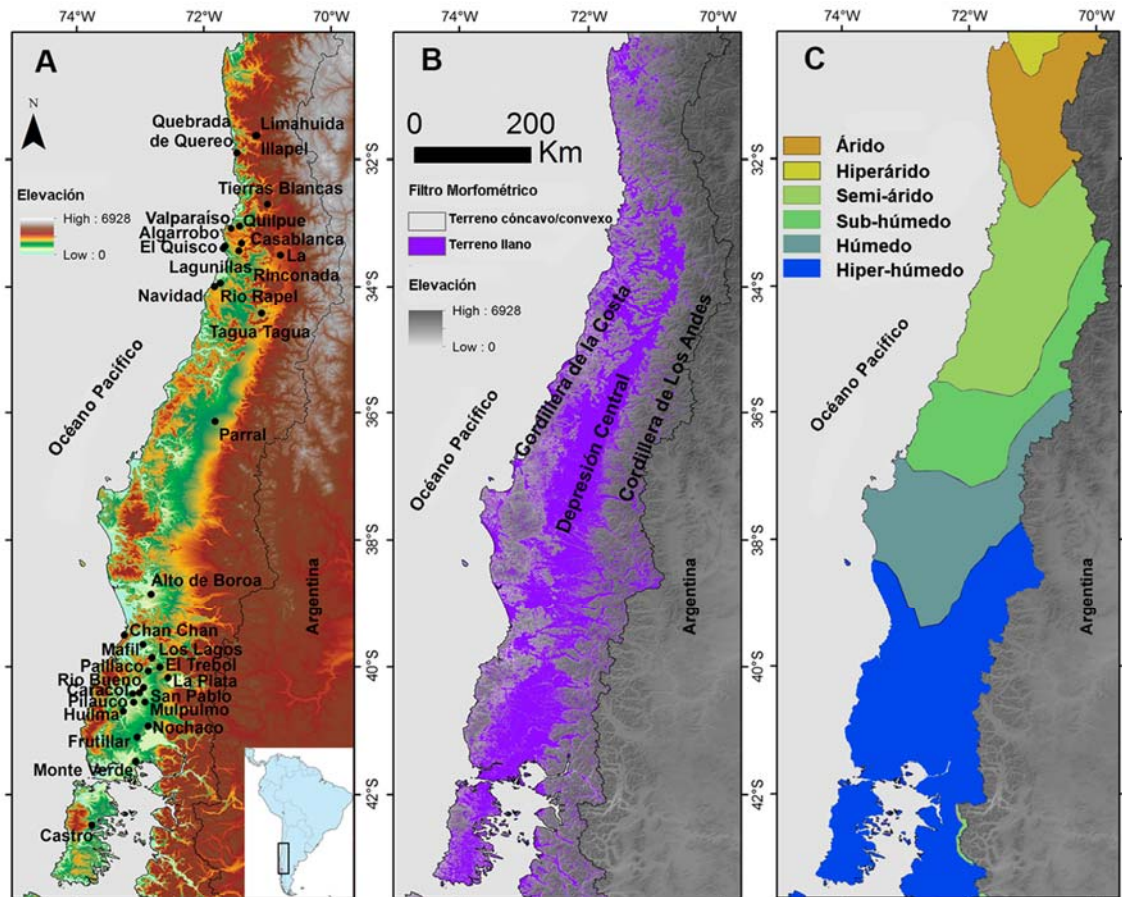


Figura 10. Situación geográfica del registro fósil de los gonfoterios analizados en este estudio. **A.** Sitios fósiles donde se han registrado los molares de gonfoterios para este estudio. **B.** Distribución de zonas llanas en el Centro y Sur de Chile. La región del *forearc* chileno comprende varias unidades morfo-tectónicas, desde baja elevación (Depresión Central) a alta elevación (Cordillera de la Costa y Cordillera de Los Andes). Se calculó las áreas llanas ubicadas en Chile central (30–43.5°S) bajo los 2000 metros sobre el nivel del mar, utilizando un análisis cuantitativo de la topografía de la superficie terrestre (Zevenbergen y Thorne, (1987) disponible en SAGA GIS (SS2). **C.** Moderno gradiente latitudinal de aridez / humedad en el área de estudio (Casanova et al., 2013).

Desde el Oligoceno tardío, después de la desintegración de las placas de Farallón, placas de Cocos y Nazca, hace aproximadamente 27 ± 2 Ma, se comienzan a producir cinturones de volcanes activos, que son los acontecimientos tectónicos y geológicos más significativos de la evolución de los Andes.

La tectónica del Cenozoico tardío en la costa del Norte de Chile refleja procesos relacionados con el acoplamiento sísmico entre la Placa de Nazca subducida y la Placa sudamericana predominante. Aunque estos procesos probablemente ocurren en todos los márgenes convergentes en todo el mundo, sólo en el norte de Chile se conserva este registro debido al clima hiperárido de la región (Allmendinger y González 2010).

La Zona Volcánica Central sudamericana (ZVC, 18° – 27° S) incluye a Chile y alrededor de 40 centros volcánicos activos, así como alrededor de 20 centros y / o campos menores activos y al menos 6 campos potencialmente activos. Una zona donde la cresta pasiva de Juan Fernández está subduciendo el margen continental, está presente aproximadamente entre los 27° y 33° S, correspondiente a una subducción de placas planas, mientras que en las zonas norte y sur de este segmento asísmico, la zona de Wadati-Benioff es más escarpada.

La Zona Volcánica Sur de América del Sur (ZVS, 33° – 46° S), incluye al menos 60 edificios volcánicos y potencialmente activos en Chile y Argentina, así como tres sistemas gigantes de caldera silícica y numerosos centros eruptivos menores. Sin embargo, la continuidad de las unidades morfoestructurales paralelas, se interrumpe en las regiones donde las crestas Juan Fernández y Chile se cruzan, causando la segmentación del orógeno. El

Levante de Chile es un activo centro de propagación que marca el límite entre la Placa de Nazca y la Placa Antártica en la llamada Triple Unión de Chile.

Considerando los distintos rasgos tectónicos y morfo-estructurales de Chile, al menos cinco macrozonas a lo largo de su territorio están definidas por Pankhurst y Herve (2007):

La Cordillera de la Costa, un batolito de la costa occidental (18°–42°S) de rocas ígneas predominantemente paleozoicas tardías y mesozoicas, con cinturones emparejados de rocas metamórficas del Paleozoico que se extienden hacia el sur de los 34°S, elevadas en un prisma de acreción. Es el remanente más antiguo y más occidental de un arco magmático formado en el nacimiento de los Andes modernos (195-130 Ma). Con una altura moderada, 1000-2000 metros sobre el nivel del mar, desaparece completamente en el norte de Chile cerca de Arica (20°S; límite con Perú).

La Depresión Central (125-90 Ma) o el Valle Central Longitudinal, una depresión tectónica con un relleno sedimentario mesozoico a cuaternario y de origen volcánico, glacial y fluvial, sólo está ausente entre 27°–33°S (zona de subducción de losas planas).

La Cordillera de los Andes, es una cadena de montañas que se remonta al Mioceno, cuya aparición continúa hoy en día. Se subdivide en tres segmentos: Pre-cordillera del antebrazo (78-37 Ma) y Cordillera Occidental (de 26 Ma a reciente) de 18° a 27°S, Rango Altoandino en la zona de subducción de la losa plana y Cordillera Principal (33°S–42°S). Petrológicamente distinto a la Cordillera Costera, los Andes se componen de edad Cenozoica basáltica a rocas volcánicas andesíticas alcanzando desde 1500-4000 m.s.n.m en el sur

de Chile y 4000 m.s.n.m a casi 7000 m.s.n.m en el centro y norte de Chile (Fig. 11).

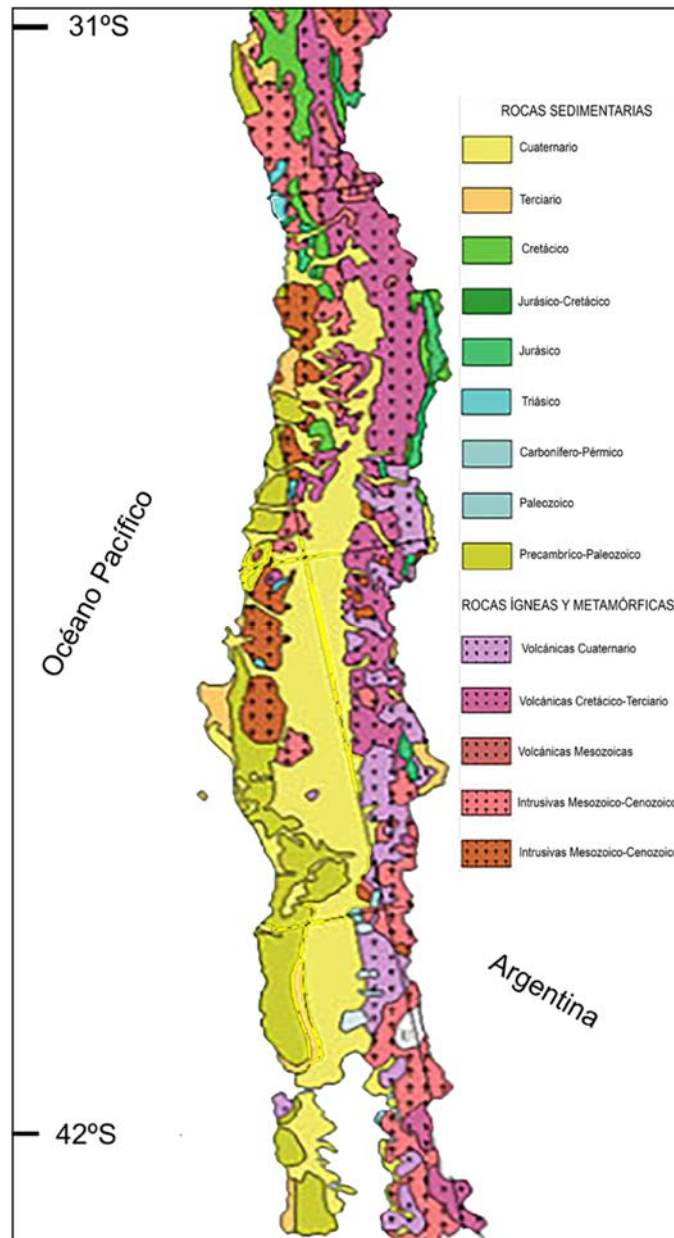


Figura 11. Geología del área de estudio. Los gonfoterios de Chile se han registrado en sedimentos del Cuaternario.

CAPÍTULO 4.

4. EL CLIMA Y LA VEGETACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

4.1. Clima actual

El clima en Chile es extremadamente variado, debido al abrupto relieve, posición geográfica y forma alargada del país. La posición geográfica determina la circulación atmosférica, controlada por la influencia del Océano Pacífico y el territorio Antártico (Fig. 12). El movimiento de las corrientes marinas antárticas y subantárticas (la Corriente Perú-Chile) y las masas de aire polar influyen en todo el territorio chileno. La topografía de Chile, controla fuertemente los patrones de temperatura y lluvia. La Cordillera de la Costa y los Andes constituyen barreras geográficas que bloquean la influencia marítima del Océano Pacífico en sus laderas orientales (Garreaud et al., 2009).

La circulación atmosférica involucra principalmente el impacto del anticiclón del Pacífico Sur, ubicado frente a la costa chilena, normalmente entre 20°–40°S. La presencia de sequías prolongadas o grandes inundaciones está fuertemente controlada por la localización y persistencia de ese anticiclón y también por la corriente de El Niño (Garreaud et al., 2009).

Entre 27°–32°S, el clima es Semiárido, con escasas lluvias invernales dominadas por las fuentes frontales de invierno y que no muestran una relación bien definida con la elevación. Entre 32°–38°S, el clima es Mediterráneo, y se caracteriza por el aumento de las precipitaciones durante la estación invernal (50-1000 mm año⁻¹) y una estación seca en verano.

Entre 38°–42°S, el clima es templado donde las precipitaciones aumentan significativamente, debido a los predominantes vientos occidentales húmedos, la Patagonia Occidental en su conjunto experimenta una alta precipitación. En la latitud 40°S, la pendiente occidental de la Cordillera de la

Costa puede recibir hasta 4000 mm anuales. Además, es particularmente propenso a sumergirse en “olas” de niebla marina. Hacia el este, la precipitación disminuye en la Depresión Central a 1000-2000 mm año⁻¹, y aumenta de nuevo en las laderas orientadas al oeste de los Andes (Luebert y pliscoff, 2006).

4.2. Vegetación Moderna

Los tipos de vegetación moderna del área de estudio se exhiben en la figura 12.

4.2.1. Centro–Norte de Chile

La vegetación arbórea costera, es altamente dependiente de la niebla y la humedad. El matorral costero desértico se extiende desde los 24°–32°S, generando una zona de transición desde el desierto hacia el Mediterráneo Central de Chile (Moreira-Muñoz, 2011). Comprende un matorral bajo y abierto, que a los 30°S cambia gradualmente a matorrales xerófitos. Esta zona alberga dos fenómenos, el desierto en floración con solo unos pocos milímetros de lluvia y el bosque aislado de Fray Jorge (relicto glaciar) con elementos florísticos relacionados con la zona Centro–Sur en las laderas costeras superiores, bajo la influencia directa de las nieblas marítimas (Moreira-Muñoz, 2011).

Al entrar en la zona mediterránea, la vegetación cambia a un matorral esclerófilo alto. En las laderas favorables orientadas hacia el sur, este matorral

muestra las características de ambiente forestado, con árboles que alcanzan los 20-25 metros de altura. En los lugares más húmedos, aparece un bosque más higrófilo. Por el contrario, las áreas más expuestas y bajas contienen una sabana arbolada compuesta principalmente de *Acacia caven* y *Prosopis chilensis*. Las laderas orientadas hacia el norte muestran una rica variedad de especies anuales y bromelias, junto con el cactus *Trichocereus chiloensis* (Luebert y Plischoff, 2006). Alrededor de los 33°S la cordillera costera comienza a expandirse, dentro del continente, y sobre los 1200 m.s.n.m, el bosque Esclerófilo cambia hacia un bosque Caducifolio compuesto de especies de *Nothofagus*. Las poblaciones más septentrionales, a los 33°S, parecen ser remanentes de una antigua distribución del género. Los bosques caducifolios dominan a lo largo de los Andes y la costa hacia el sur, rodeando la Depresión Central. El núcleo del bosque Caducifolio entre los 35°S y los 36°S es un tipo de bosque méxico, dominado por las dos especies de hoja caduca *Nothofagus alessandrii* y *N. glauca*. Alrededor de los 38°S, este bosque muestra signos de la transición hacia un macrobioclima templado, con la notable presencia de forrajes resinosos o coníferos de *Araucaria araucana* en la costa (cordillera de Nahuelbuta) y en los Andes (Luebert y Plischoff, 2006).

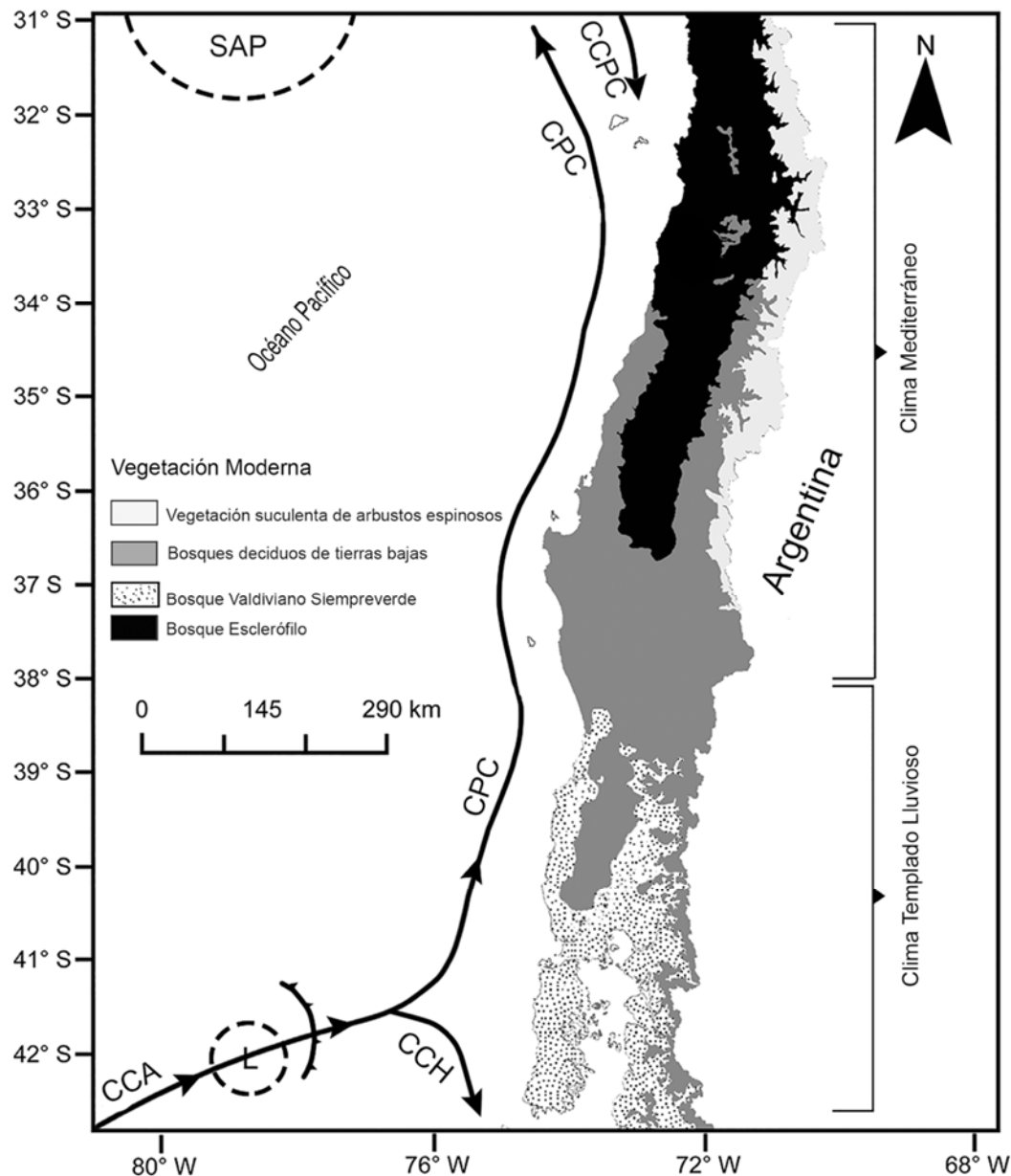


Figura 12. Situación climática y vegetal del área de estudio. 31°–38°S: esta área está bajo la influencia tanto de la contracorriente Perú-Chile que fluye hacia el sur (CCPC) como de la Corriente Perú-Chile que fluye hacia el norte (CPC). El CPC, las aguas superficiales subantárticas provenientes de la región norte del frente subantártico. A 30° S, la influencia del CPC es mayor durante el invierno austral, mientras que la influencia del CCPC, que trae aguas relativamente cálidas desde las latitudes bajas, es fuerte en el verano austral (Kaiser et al., 2008). En el verano austral, la célula SAP muy estable (subtropical de alta presión) ubicada alrededor de los 30° S bloquea el sistema frontal del L (cinturón de baja presión asociado con los vientos occidentales) (generando sequía, Luebert y Plissock, 2006) (centrado alrededor de 49–50°S). En el invierno austral, la CPC se desplaza hacia el norte en torno a los 30°S y la L llega al Norte de Chile Central (Kaiser et al., 2008), generando lluvias (Luebert y Plissock, 2006). 38°–43°S: esta área de estudio está ubicada en el margen norte de la Corriente Circumpolar

Antártica (CCA) bajo la influencia de aguas superficiales subantárticas y de la temperatura superficial del mar. La parte norte del CCA se divide alrededor de 43°S en el PCC que fluye hacia el norte y la Corriente del Cabo de Hornos (CCH) que gira hacia el sur. Trenberth (1991) ha descrito la moderna fluctuación estacional de las vías de tormenta asociadas a los vientos occidentales en el hemisferio sur. En verano, la actividad de las tormentas puede ser tan fuerte como en invierno, pero se ubica ligeramente en el ecuador de su posición invernal, y se concentra en una banda estrecha centrada alrededor de 49°–50°S (Lamy et al., 2007). En invierno, la actividad de las tormentas se extiende sobre un rango más amplio de latitudes y se centra sólo 2° hacia el polo desde su posición de verano. Los fuertes gradientes de la temperatura superficial del mar asociados con el CCA están marcados por un cambio latitudinal hacia el norte de 5° en invierno (Garreaud et al., 2013).

4.2.2. Centro–Sur de Chile

De acuerdo con la clasificación de Luebert y Pliscoff (2006), la vegetación de hoy en día en el área de estudio se puede clasificar como una formación forestal cerrada (*closed-canopy*) que se caracteriza por la superposición horizontal de las copas de los árboles (Lara et al., 2012). Esta formación particular incluye los siguientes tipos de bosques: Esclerófilo, Deciduo o Caducifolio, Laurisilva, Coníferas de hoja Perenne y Resinosa (Gajardo, 1994).

Las especies del género *Nothofagus* dominan o co-dominan los bosques templados, desde la Cordillera de la Costa hasta las laderas húmedas de la parte occidental de la Cordillera de los Andes (Villagrán, 1985). De acuerdo con su composición florística, se han identificado tres comunidades forestales separadas en el rango 40°–43°S: el bosque Valdiviano, que ocupa áreas de baja elevación en regiones relativamente cálidas con fuertes precipitaciones estacionales; el bosque Nordpatagónico, que se caracteriza por poseer comunidades que se desarrollan bajo condiciones más frías y húmedas; y el

bosque Subantártico, el cual domina los ambientes de tipo subalpinos cubiertos por la nieve estacional (Moreno et al., 2015).

La zonación de las comunidades forestales modernas en el sur de Chile se debe a gradientes climáticos y topográficos; drenaje y condiciones edáficas, son también importantes influencias locales (Moreno y León, 2003). En Lara et al., (2012), sugieren que las bajas temperaturas son el principal factor limitante para la ocurrencia de bosques en altas altitudes en los Andes, considerando que la precipitación aumenta con la elevación en cualquier latitud dada.

4.3. Paleoclima y paleovegetación

La distribución del registro fósil de los gonfoterios en Chile, coincide con dos macrobioclimas actuales: el Mediterráneo (31°–38°S) y el Templado (38°–43°S) (Luebert y Plischoff, 2006).

Los bosques del cono sur de América del Sur (entre 30°–55°S) se componen de una mezcla de paleofloras (Tropical, Neotropical, Australasia y elementos Austral-Antárticos; Hinojosa et al., 2006) con orígenes variables, pero dentro de un contexto de desarrollo histórico único, con una rica paleoflora de ancestría Gondwanica (Segovia et al., 2013; Segovia y Armesto, 2015).

En la actualidad, un tercio de los géneros arbóreos del cono sur de América del Sur están relacionados con paleofloras que ocuparon esta parte de América, al menos, a partir del Paleoceno (Hinojosa et al., 2006). De esta manera, las familias florales más jóvenes quedaron concentradas en latitudes más bajas (clima Mediterráneo y Árido) y las más antiguas en latitudes más altas (clima Templado) (Segovia et al., 2013).

En tiempos más recientes (Plioceno; 5.3 Ma), la vegetación del área de estudio comenzó a ser determinada por el efecto de la llamada “Diagonal Árida” (Fig. 13). A lo largo del oeste de América del Sur, existe una marcada discontinuidad biogeográfica hasta los 30°S. Por consiguiente, el cono sur de América del Sur quedó singularizado por la presencia de una franja de clima y vegetación árida que cruza diagonalmente el continente en sentido SE–NO (Hinojosa y Villagrán, 1997). El origen de la Diagonal Árida se debe principalmente al levantamiento final de la Cordillera de los Andes – que a partir del Plioceno – comenzó a bloquear el flujo de humedad y el intercambio florístico entre la sección este y oeste de América del Sur (Hinojosa y Villagrán, 1997). Contemporáneamente, se inicia el recrudecimiento de la fría corriente de Humboldt y del Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur sobre la costa del océano Pacífico de Chile, Perú y parte de Ecuador (Abraham et al., 2000).

Por consiguiente, los bosques mixtos subtropicales se habrían extinguido en las tierras bajas como resultado de la intensificación de la sequía. Sin embargo, restos de estos bosques mixtos habrían permanecido a lo largo de la costa del Pacífico de América del Sur a consecuencia de climas relictos (Villagrán et al., 2005; Woolbright et al., 2014).



Figura 13. Se observa la ubicación de la Diagonal Árida. Por el norte comienza en el litoral del océano Pacífico del Ecuador, en el golfo de Guayaquil, recorre la costa de Perú, la región de la Puna, el norte de Chile, cruza la Cordillera de los Andes en la región argentina de Cuyo, y finaliza en la costa atlántica de la Patagonia.

Posteriormente, a partir del Cuaternario (hace 2.6 Ma), debido al prolongado aislamiento geográfico de esta región y al efecto de amortiguamiento del Océano Pacífico sobre la temperatura del margen occidental del continente – especialmente a latitudes medias en la Cordillera de

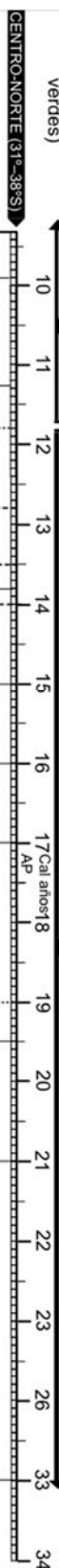
la Costa (35°–42°S) – esta región ha sido postulada como un refugio fundamental para la biota durante las glaciaciones (Villagrán, 2001).

El registro fósil de los gonfoterios de Chile abarca un rango cronológico entre los 31.657–33.661 años cal A.P. (sitio El Trébol; 39°S) y 11.745–12.050 años cal A.P. (sitio Quebrada de Quereo; 31°S); es decir, vivieron durante una etapa pre-Último Máximo Glaciar, bajo el Último Máximo Glaciar y la Última Terminación Glaciar (Fig. 14).

En términos generales, en este rango de tiempo, entre los 31°–42°, el clima fue más frío y húmedo que hoy en día, con vegetación mélica C₃ (Kaiser et al., 2005; Kaiser et al., 2008). Por ejemplo, durante el Último Máximo Glaciar (~26.000 – 19.000 años cal A.P; Clarck et al., 2009), la precipitación fue el doble que en la actualidad (Moreno et al., 1999) y las temperaturas de verano fueron entre 6°–8 °C más bajas que hoy en día (Berman et al., 2016). Sin embargo, en el Último Máximo Glaciar hubo importantes episodios aridos (Valero-Garcés et al., 2005) y episodios relativamente más cálidos (Moreno et al., 2015).

Mosaic type: hierbas, arbustos y bosques (esclerófilo y relictos de deciduos y siempre verdes)

Bosque cerrado: e.g., *Nothofagus dombergii* y *N. obliqua* types, *Podocarpus saligna*, y *Prumnopitys andina*.



ALQUENONES (T °C)

CENTRO-SUR (38°-42°S)



Bosque cerrado (elementos termófilos del bosque templado lluvioso)

Bosque cerrado (bosque frío templado lluvioso)

Paisaje abierto: dominado por hierbas y arbustos alpinos más forestado
Calentamiento moderado y gradual: bosque abierto de *Nothofagus* interrumpido por Páramo Magallánico



Figura 14. Principales eventos climáticos durante el Último Máximo Glacial y la Última Terminación Glacial en Chile. Algunos de los eventos climáticos listados en la figura, aún están en debate, con el objetivo de determinar si ocurrieron en el territorio chileno. La curva del área Centro–Norte (línea continua delgada) muestra un registro de temperatura de alta resolución desde la superficie del mar, basado en alquenones desde el núcleo de sedimento recogido a unos 50 km de la costa (30°S) (Kaiser et al., 2008). La curva del área Centro–Sur (línea continua gruesa) muestra un registro de temperatura de alta resolución de la superficie del mar, basado en alquenones, desde el núcleo de sedimento recogido en el SE-Pacífico del sur de Chile (41°S) (Kaiser et al., 2005). Los eventos geomorfológicos y vegetacionales (en la Depresión Central) provienen de la literatura mencionada en el texto principal. Las siluetas de los animales representan la datación por radiocarbono calibrado (probabilidad media). Los datos radiocarbónicos fueron tomados de González-Guarda et al., (2017) y desde este estudio. Características ambientales: HMCR y YD, expansión de *Podocarpus nubigena* (una conífera tolerante a la sombra y resistente al frío) y la existencia de anomalías húmedas / secas en la precipitación. AO y BO, expansión del bosque húmedo termófilo y cerrado del bosque Norpatagónico. ACR, aumento en el número de árboles higrófilos resistentes al frío y una disminución en taxones termófilos (bosque templado-lluvioso Nordpatagónico). OD, aumento de la resistencia al frío de la especie vegetal *Podocarpus nubigena*. HE1: aumento abrupto en ensambles de vegetación termofílica. LGM, aumento de hierbas higrófilas resistentes al frío y comunidades de paramo magallánico. Entre 23–33 años cal A.P., el eje X está abreviado.

La temperatura anual es la variable explicativa más importante sobre el gradiente de riqueza de árboles de Chile, aunque en el norte de Chile los cambios en la diversidad se asocian principalmente con el gradiente de precipitación (Segovia et al., 2013). En este contexto, uno de los aspectos más llamativos del Pleistoceno Superior de Chile, fue la alta humedad registrada entre los 31°–36°S (Lamy et al., 1999; Kim et al., 2002; Kaiser et al., 2008) que permitió la presencia de amplias zonas boscosas. A los 32°S, en áreas costeras se han registrado bosques pantanosos (Villagrán y Varela, 1990); entre los 32°–34°S, parches de bosques deciduos de *Nothofagus* y Siempreverdes (Villagrán y Armesto, 1993), y entre 34°–36°S, en tierras bajas, el ambiente fue caracterizado por bosques adaptados al frío y a la alta precipitación (Valero-Garcés et al., 2005) y/o bosques abiertos de montaña

(Heusser, 1983; Markgraf, 1989). Este fenómeno de alta humedad, probablemente fue causado por un cambio latitudinal hacia el ecuador por al menos 5° de los Vientos del Oeste (*westerlies*) (en conjunto con la Corriente Circumpolar Antártica) durante el Último Máximo Glaciar y la Última Terminación Glaciar (Kaiser et al., 2008).

Entre 38°–42°S, aunque los glaciares afectaron dramáticamente la biomasa arbórea en la Cordillera de Los Andes (Villagrán, 2001), a causa de los recurrentes avances glaciares entre los 33.600–17.800 años cal A.P (Moreno et al., 2015; Darvill et al., 2016); no obstante, en general, los ciclos glaciales/interglaciares fueron de menor amplitud en el cono sur de América del Sur, ya que, el entorno oceánico y la heterogeneidad física del paisaje, proporcionaron una gran diversidad de hábitats para la supervivencia forestal durante períodos prolongados (por ejemplo, Markgraf et al., 1995). En este contexto, en el límite entre áreas glaciadas y no glaciadas, los taxones arbóreos adaptados al frío permanecieron (Mathiasen and Premoli, 2010; Acosta et al., 2014); probablemente debido a las adaptaciones heredadas a partir de los taxones ancestrales desde el Eoceno tardío (Segovia y Armesto, 2015).

Más allá de que un aumento de la temperatura permitió el inicio de la desglaciación hacia los ~ 18.000 años cal A.P. (Denton et al., 2010); el clima continuó siendo caracterizado como más frío y más húmedo que hoy en día. Sin embargo, esta interpretación de las condiciones frías debe ser considerada con cautela, ya que las revisiones recientes señalan que, en áreas de baja altitud, los elementos más termófilos del bosque Nordpatagónico, es decir, un tipo de bosque templado de dosel cerrado, ya estaba totalmente establecido

(por ejemplo, Moreno et al., 2015) y las temperaturas se habían aproximado a los valores típicos de un episodio interglaciar (Lamy et al., 2007); ya hacia los ~ 16.800 años cal A.P. Sin embargo, en la Nordpatagonia Occidental de Chile, se han documentado reversiones frías entre los ~ 14.700–11.500 años cal A.P. (*Antarctic Cold Reversal* = ACR y *Huelmo-Mascardi Cold Reversal* = HMCR) (ver Moreno y Videla, 2016). No obstante, los investigadores no han llegado a un acuerdo sobre la extensión y el impacto de estas reversiones en el paisaje (Massaferro et al., 2014).

En el Holoceno temprano (~11.000–9000 años cal A.P), entre los 31°–34°S, por ejemplo, desde sitios continentales tales como Quereo, Quebrada Santa Julia, Palo Colorado, Quintero, Laguna Aculeo, Tagua Tagua se registró un proceso de cambio abrupto en el clima; las condiciones se tornaron más áridas y cálidas (Temperatura Media Anual = 19 °C; Kaiser et al., 2008); reflejado en amplias áreas de vegetación abierta (por ejemplo, Heusser, 1983, Valero-Garcés et al., 2005). Entre 38°–42°S, una fase árida y cálida también es registrada (Temperatura Media Anual = 15,6 °C; Kaiser et al., 2005); los taxones más termófilos del bosque Valdiviano comienzan a ser dominantes a partir de los 11.000 años cal A.P (Moreno y León, 2003; Abarzúa y Moreno, 2008).

CAPÍTULO 5

5. PRINCIPIOS DEL ANÁLISIS DE LOS ISÓTOPOS ESTABLES EN LA PALEOECOLOGÍA

5.1. Isótopos estables

Un isótopo es un átomo del mismo elemento químico con diferente número de neutrones en el núcleo; es decir, posee una masa atómica distinta. Las diferencias de masa entre isótopos del mismo elemento hacen que tengan energías de enlace ligeramente diferentes y cinéticas de reacción. Como resultado, los isótopos se fraccionan (es decir, se separan en diferentes fracciones) de maneras predecibles. Este fraccionamiento puede ocurrir bajo condiciones de equilibrio (por ejemplo, procesos a alta temperatura a largo plazo) o bajo condiciones de no equilibrio (por ejemplo, difusión, evaporación, efectos cinéticos, efectos metabólicos) (Criss, 1999). En ambos casos, los isótopos livianos de un elemento dado, generalmente reaccionan más rápido que los isótopos pesados de ese elemento, haciendo que este último permanezca en la fase más estable.

Los isótopos estables no se deterioran con el tiempo, como consecuencia, la composición isotópica de una sustancia (por ejemplo, el hueso de un animal) proporciona información sobre las condiciones que existían cuando se formó la sustancia.

Así, los isótopos se dividen en dos grupos: los estables y los inestables (Hoefs, 1997). Los isótopos estables mantienen sus propiedades físico-químicas a lo largo del tiempo (por ejemplo, son utilizados para reconstrucción climática y dieta; Fig. 15) mientras que los isótopos inestables no; se desintegran (por ejemplo, el carbono-14 se utiliza para las dataciones) (Hoefs, 1997).

Los isótopos estables se obtienen desde el material orgánico e inorgánico. En relación al material orgánico, cualquier parte del cuerpo de un animal o planta puede ser utilizado. En paleontología, comúnmente se extraen desde huesos y dientes, debido a que se conservan mejor en el registro fósil. El lugar exacto de la extracción en el elemento anatómico, dependerá de la pregunta que quiera responder el investigador. Por ejemplo, si se quiere conocer la estacionalidad (invierno y verano) de un mamífero, deberá muestrear a lo largo de toda la superficie del esmalte de un molar.

Hay algunos elementos químicos que poseen más de un isótopo estable, lo cual permite medir la abundancia de cada uno de ellos en una sustancia particular. Por ejemplo, el carbono posee dos elementos estables: ^{12}C (liviano) y ^{13}C (pesado). Al existir una relación de peso entre ambos, se puede medir la relación de abundancia entre uno y otro isótopo. Por tanto, la relación queda expresada de la siguiente forma: $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$.

Isótopos Estables	Tejido Analizado	Información Ambiental
Carbono $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$	Bioapatito (esmalte dental) Colágeno (hueso)	Dieta Tipo de vegetación
Oxígeno $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$	Bioapatito (esmalte dental)	Agua de ingesta (meteórica), Temperatura ambiental, Tasa de humedad/aridez
Nitrógeno $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$	Colágeno (hueso)	Dieta Tasa de humedad/aridez

Figura 15. Se observa el tipo de relaciones isotópicas, el tejido del cual se obtienen estos isótopos estables y la información ambiental que proporciona.

La diferencia entre las abundancias de los isótopos estables puede ser determinada a partir de un instrumento llamado Espectrómetro de Masas, cuyas abundancias son expresadas en partes por millón (‰); así, será más fácil expresar las cantidades. Con el objetivo de poder comparar las proporciones entre los isótopos estables se realiza una formatización del resultado a través de una fórmula que permite poner en relación la proporción en una muestra estándar aceptada y asimilada a 0‰.

Para el caso de los isótopos de carbono, el estándar ha sido un substrato inorgánico marino (V-PDB=*PeeDee Belemnite*; fósil marino del Cretácico). También, el V-SMOW (media estándar de agua en el océano) para el oxígeno. Debido a que la proporción de ^{15}N en el aire (AIR) es constante (0.366‰), ésta se utiliza como estándar para la determinación de los valores de $\delta^{15}\text{N}$.

Las muestras son convertidas a forma gaseosa y sus moléculas son separadas de acuerdo a su masa atómica (Dawson y Brooks, 2001). Una vez separadas las masas/cargas de los diferentes isótopos, el resultado obtenido es expresado con la letra griega delta (δ) que expresa el valor de la proporción determinada en la muestra y su relación con el correspondiente estándar, haciéndola comparable a cualquier otra (δ , expresa la discriminación isotópica de un elemento; por ejemplo, la planta prefiere el isótopo ligero ^{16}O en contra del isótopo pesado ^{18}O). Se dice entonces que el resultado expresa la relación isotópica (McKinney et al., 1950):

$$\delta^{18}\text{O}\text{‰} = [({}^{18}\text{O}/{}^{16}\text{O} \text{ muestra}) / ({}^{18}\text{O}/{}^{16}\text{O} \text{ estándar}) - 1] \times 1000\text{‰}$$

La ecuación indica la relación entre la concentración isotópica determinada en una muestra analizada y su correspondiente normalización de los valores δ . Desde la expresión se deduce que los valores de la $\delta^{18}\text{O}$ serán positivos cuando la muestra sea más enriquecida en ^{18}O que en relación al estándar, y negativos cuando sea más empobrecidos en ese isótopo. Por ejemplo, el valor de la $\delta^{18}\text{O} = -15\text{‰}$ (empobrecido en la $\delta^{18}\text{O}$) en el vapor de agua de las nubes cuando se compara respecto de la $\delta^{18}\text{O} = 0\text{‰}$ en el océano. La discriminación siempre implica valores negativos.

Con respecto a la siguiente ecuación:

$$\alpha_{C-A} = R_C/R_A$$

el símbolo alfa, es el llamado *factor de fraccionamiento*. R significa la relación isotópica de un elemento químico (por ejemplo $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) de un mineral C (por ejemplo, calcita) y agua A. Así, el vapor de agua no tendrá el mismo valor de la $\delta^{18}\text{O}$ que el agua del que deriva, ni un cristal de carbonato cálcico tendrá la composición de la solución acuosa a partir de la cual precipita (Chivelet y Muñoz-García, 2015).

En consecuencia, este concepto de factor de fraccionamiento está relacionado con otro concepto fundamental, el “fraccionamiento isotópico”. Lo vamos a explicar con dos ejemplos. El primero aparece en la figura 16, es el caso del CO_2 ; el dióxido de carbono que constituye el 0.035% del aire. Las moléculas de CO_2 contienen un 99% de ^{12}C , un 0.09% de ^{13}C y un 0.01% de ^{14}C . El CO_2 es muy importante, debido a que las plantas lo utilizan para obtener el carbono y sintetizar nutrientes (por ejemplo, almidón). Al fijarse en los

diferentes tejidos vegetales a través del proceso de la fotosíntesis, se produce un fraccionamiento de la concentración isotópica resultante favorable a las moléculas de CO_2 , conformadas por isótopos menos pesados. Así, principalmente se fijan esas moléculas de aire las cuales presentan el isótopo ^{12}C frente a los más pesados. Por tanto, las plantas son empobrecidas en ^{13}C en relación al CO_2 atmosférico. Si ya en el aire el ^{13}C es bajo, en la planta será aún menor. Existe una total discriminación en contra de $^{13}\text{CO}_2$ durante la asimilación de CO_2 efectuado por las plantas, que puede ser calculada sumando todas las discriminaciones asociadas por difusión, desde la atmósfera hacia los sitios del fenómeno de carboxilación dentro del cloroplasto, y ponderando las discriminaciones acorde a la reducción asociada de CO_2 . Posteriormente, añadiendo la discriminación asociada con la fijación de CO_2 por la enzima Rubisco (carboxilación) y restando los fraccionamientos asociados con la emisión de CO_2 vía fotorespiración y respiración (Farquhar y Lloyd, 1993).

Cuando el gonfoterio sintetiza los carbohidratos de las plantas (transformación de elementos complejos a simples) se vuelve a producir un nuevo fraccionamiento de la concentración isotópica, resultando aún más reducido el resultado de la concentración en relación al original, en el CO_2 . Este es el llamado “fraccionamiento isotópico o incorporación diferencial” y tiene lugar siempre que acontece un proceso químico, físico y/o biológico. Esto puede ocurrir como un cambio en la composición isotópica mediante la transición de un componente de un estado a otro, o mediante su transformación en otro compuesto (por ejemplo, dióxido de carbono en el carbono orgánico de las plantas), o incluso puede manifestarse como una

diferencia en la composición isotópica entre dos componentes en equilibrio químico (por ejemplo, bicarbonato disuelto y dióxido de carbono) o físico (por ejemplo, de agua líquida a vapor de agua) (Mook, 2002).

Otro ejemplo, es el llamado modelo Rayleigh, que explica el fenómeno de la evaporación desde los océanos y la precipitación global. La evaporación y la condensación (es el paso de vapor de agua a líquido) controlan a lo largo del ciclo hidrológico, la proporción relativa de isótopo pesado (^{18}O) frente al liviano (^{16}O) en el agua presente en la Tierra. El vapor de agua que se origina en la evaporación intensa desde los océanos, se desplaza hacia latitudes y altitudes mayores, donde las temperaturas son inferiores. El vapor se va condensando progresivamente y va perdiendo las moléculas de H_2^{18}O más rápidamente que las moléculas de H_2^{16}O , como una consecuencia del fraccionamiento isotópico. Este fenómeno produce que el vapor residual y la precipitación más tardía se encuentre cada vez más empobrecida en ^{18}O . Es decir, el vapor del agua del océano a medida que sube hacia la atmósfera va sufriendo una serie de fraccionamientos isotópicos debido a la disminución de la temperatura.

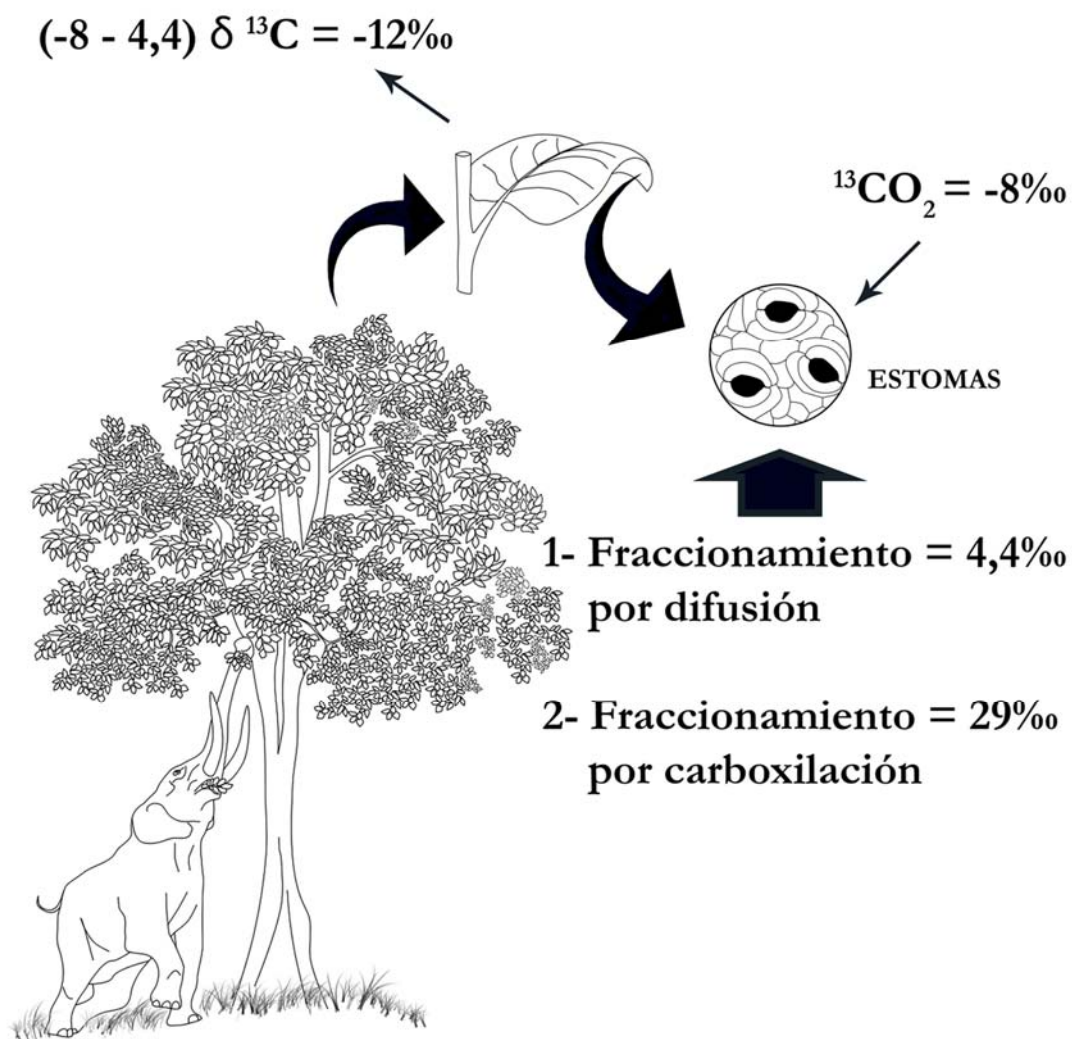


Figura 16. Se observan dos tipos de fraccionamientos que ocurren en las plantas, cuyos resultados isotópicos son traspasados a los animales, tal como observamos en el gonfoterio.

Sin embargo, en el metabolismo del gonfoterio volverán a ocurrir nuevos fraccionamientos, resultando nuevos valores isotópicos en sus tejidos. El valor de -8‰ es el valor actual del ^{13}C en el CO_2 atmosférico, sin embargo, antes de la Revolución Industrial este valor fue más positivo ($-6,4\text{‰}$). Por tanto, a medida que aumenta el CO_2 en la atmósfera, el valor del ^{13}C es más negativo. El valor de $4,4\text{‰}$ es el valor teórico de discriminación contra el $^{13}\text{CO}_2$ en la difusión (difusión del CO_2 en el aire; implica el movimiento de un gas A, a través de un gas B) y 29‰ en la carboxilación. El CO_2 , se difunde a través del estoma hacia

el lugar donde ocurre la carboxilación, luego el CO_2 es tomado irreversiblemente por una enzima (llamada Rubisco). En las plantas el estoma puede estar casi cerrado, abierto o en una situación intermedia. Nuestro ejemplo, se basa en un estoma casi cerrado, donde la tasa total de ingestión de CO_2 está limitada por el proceso de difusión inicial y por la baja concentración de CO_2 interna. En estas circunstancias el proceso de carboxilación toma virtualmente todo el carbono disponible y el fraccionamiento isotópico de la carboxilación no es expresada. Por tanto, el fraccionamiento será pequeño (4,4‰). Así, el valor de la $\delta^{13}\text{C}$ para este tipo de planta C_3 con estoma semi-cerrado es aproximadamente -12‰. En un estoma abierto la concentración del CO_2 interno se aproxima a la concentración de CO_2 externa. En este caso, el fraccionamiento por difusión no es expresado (la difusión se aproxima al equilibrio) y el fraccionamiento observado se aproxima al fraccionamiento por carboxilación (-8-29= -37‰, el valor de la $\delta^{13}\text{C}$ para este tipo de planta C_3). La situación intermedia corresponde a las “plantas reales”; el fraccionamiento isotópico es más grande que el fraccionamiento por difusión pero más pequeño que el fraccionamiento por carboxilación (Ehleringer et al., 1993).

Los átomos del isótopo pesado tienden a concentrarse en la forma que presenta los enlaces más fuertes. Es decir, que los isótopos pesados se concentran en hielo frente a agua líquida, y el agua frente a vapor. El fraccionamiento disminuye al incrementarse la temperatura. De esta manera, que a temperaturas más altas, la diferencia entre las composiciones isotópicas de las dos fases o estados será menor (Chivelet y Muñoz-García, 2015). Esto determina que en las zonas polares, muy frías y distantes de los trópicos, la

composición isotópica de la nieve tenga valores muy bajos ($\delta^{18}\text{O} \approx -50\text{‰}$ en la Antártida), es decir, en torno a un 5% inferior al agua oceánica ($\delta^{18}\text{O} \approx 0\text{‰}$) (Chivelet y Muñoz-García, 2015).

En consecuencia, durante una glaciación, el océano estuvo muy enriquecido de la $\delta^{18}\text{O}$, y por tanto, los glaciares que cubrían gran parte de la Nordpatagonia Chilena durante el Último Máximo Glacial, estaban muy empobrecidos en $\delta^{18}\text{O}$. En épocas más cálidas, los carbonatos de las conchas tendrían en general valores isotópicos más ligeros (océano empobrecido de la $\delta^{18}\text{O}$ porque hay mayor evaporación) que en las épocas frías (océano enriquecido de la $\delta^{18}\text{O}$ porque hay menor evaporación). Sin embargo, en el continente, por el contrario, un molar de *Notiomastodon platensis* con valores enriquecidos en la $\delta^{18}\text{O}$, significará que este proboscídeo vivió en un ambiente cálido; es decir, el agua que estuvo bebiendo consistía en agua meteórica altamente enriquecida en la $\delta^{18}\text{O}$, debido a que el océano produjo grandes cantidades de evaporación, y por consiguiente, altos valores de la $\delta^{18}\text{O}$.

Esta diferencia entre la concha marina y el molar de aquel mamífero, es debido a que durante los periodos en los que el glaciar, pobre en ^{18}O , es retenido en los continentes, el agua oceánica es proporcionalmente rica en ^{18}O . Así, aumenta la relación en $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ del agua oceánica (escasa evaporación de H_2^{18}O). Y viceversa, cuando no hay glaciares acumulados en los continentes, la razón en $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ disminuye en el mar (intensa evaporación de H_2^{18}O) (Uriarte, 2003).

5.2. Tejidos comúnmente analizados en paleontología

Debido a su resistencia al paso del tiempo, el hueso, la dentina y esmalte son comúnmente estudiados en paleontología.

5.2.1. Tejido óseo

Se compone de dos fracciones diferentes: una orgánica (30% de peso en seco) y otra inorgánica (70% de peso en seco). Con respecto a la fracción orgánica, una vez muerto el individuo, los lípidos y carbohidratos se descomponen rápidamente, mientras que el colágeno se mantiene relativamente indisoluble gracias a su estructura en cadena de sus triples hélices polipéptidos (Hedges et al., 2004). Por esta razón, el colágeno es la proteína más utilizada para análisis isotópico, debido a que posee una mejor conservación.

Además, el colágeno toma un tiempo considerable para renovarse, por lo que los valores de isotópicos del colágeno óseo reflejan los valores isotópicos medios de la proteína en la dieta a lo largo de la vida de los mamíferos (Ambrose, 1993). Sin embargo, solo es posible extraer colágeno en buen estado desde los materiales no más allá de los últimos 50 mil años.

El hueso, aunque es un material complejo, está bien definido a través de procesos metabólicos, y su composición está directamente determinada por lo que el animal come o bebe. La composición química del hueso se altera durante el enterramiento, pero estos procesos diagenéticos son más claros y

mejor estudiados que en el caso de otros materiales orgánicos, de modo que la fidelidad del registro isotópico es generalmente confiable (Hedges et al., 2004).

El principal componente inorgánico del hueso (como en el esmalte y la dentina), es el apatito biológico (bioapatito), que es un mineral de fosfato de calcio con una celda de unidad hexagonal (Posner, 1985). La composición del bioapatito difiere dentro y entre los tejidos calcificados, y no se comprende completamente. En general, el bioapatito no es homogéneo, no estequiométrico, nanocristalina y contiene numerosos elementos menores y traza que se sustituyen en la estructura, se adsorben sobre la superficie de bioapatito y / o se presentan en inclusiones de fases no apatíticas (LeGeros, 1991; Wopenka y Pasteris, 2005).

El apatito biológico a menudo se "idealiza" como hidroxiapatito [$\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$], pero en realidad tiene numerosas sustituciones iónicas que no están presentes en el hidroxiapatito puro (Elliott, 2002). La sustitución más importante para los estudios de isótopos estables es el ion carbonato (CO_3^{2-}), que comprende aproximadamente 3,5% en peso en esmalte, 5,6% en dentina y 7,4% en hueso (LeGeros, 1991). La mayoría de los iones de carbonato están sustituidos en el sitio de fosfato (sustitución de tipo B), pero también pueden existir en el sitio de hidroxilo (sustitución de tipo A) o pueden adsorberse en la superficie del cristal (Elliott, 2002). En los estudios de isótopos estables de carbonato en el bioapatito, el tratamiento con ácido se usa generalmente para eliminar carbonatos de origen diagenéticos, por lo que solo se analiza el carbonato estructural.

5.2.2. Dentina

Se divide en una parte orgánica (18% del peso en seco) e inorgánica (72% del peso en seco). La dentina es menos poroso que el tejido óseo y el doble de poroso que el esmalte.

Al igual que el hueso, la mayor parte de la fase orgánica de la dentina es el colágeno tipo I, y las fibrillas de colágeno proporcionan una matriz para la deposición del bioapatito. La dentina está permeada por los túbulos dentinarios, que contienen los procesos odontoblásticos que originalmente formaron la dentina, y pueden difundir nutrientes y depositar nueva dentina en respuesta a la lesión (Nanci, 2003). La matriz orgánica se deposita a una velocidad de aproximadamente 4 μm por día, y la deposición del bioapatito se produce después de un ligero retraso (Nanci, 2003). A diferencia del hueso, la dentina no se remodela continuamente (Nanci, 2003), por lo que su composición isotópica refleja las condiciones durante el tiempo de formación del diente.

5.2.3. Esmalte

También se divide en dos fracciones, sin embargo, la fracción orgánica solo ocupa el 2%. El bioapatito conforma más del 90% del esmalte, lo cual lo posiciona como un tejido muy duro y resistente (Hillson, 2005). Importante señalar que, una vez finalizado el proceso de formación del esmalte en el diente, éste no se renueva, por lo que las concentraciones químicas que lo configuran son representativas únicamente de su periodo de formación.

El esmalte de los dientes se compone casi totalmente de hidroxiapatito (un apatita biológico aquí denominada bioapatito), un mineral de fosfato de calcio cuya fórmula general es $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$. El bioapatito contiene iones carbonato (CO_3^{2-}) sustituidos en la posición PO_4^{3-} o adsorbidos sobre la capa de hidratación de las superficies cristalinas (Lee-Thorp, 1989). La composición isotópica de carbono del carbonato de bioapatito refleja la dieta (Tieszen y Fagre, 1993). La composición isotópica de oxígeno del fosfato y carbonato de bioapatito refleja principalmente la del agua ingerida (D'Angella y Longinelli, 1990).

5.3. El ciclo del carbono y los tipos de fotosíntesis en las plantas

Los valores del ^{13}C en los tejidos animales se derivan de los valores del ^{13}C de los alimentos consumidos por el animal. Las plantas están ubicadas en la base de la cadena alimentaria y discriminan ^{13}C a favor de ^{12}C , por lo que sus valores del ^{13}C son más bajos que los de su fuente de carbono. El grado en que las plantas fotosintéticas discriminan contra ^{13}C depende de su ruta fotosintética.

Existen varios caminos de fraccionamiento (Calvin y Benson, 1948) y varían en relación al tipo de planta, y a la vez, pueden ser reconocidos midiendo la relación de la abundancia entre $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. En Bender (1968), se demostró la existencia de grupos de plantas con diferentes concentraciones de ^{13}C . En Vogel (1980), fue uno de los primeros trabajos que estableció los promedios de los valores isotópicos de estos grupos. Así, aparece un primer

grupo llamado C₃ (ciclo de Calvin) ya que el primer compuesto orgánico presenta 3 átomos con un promedio de -27‰. El segundo grupo llamado C₄ (ciclo Hatch-Slack) ya que presenta 4 átomos con un promedio de -12‰. La discriminación es menor en las plantas C₄, debido a que la enzima PEP carboxilasa, que es la encargada del fraccionamiento, discrimina menos que la enzima Rubisco en las plantas C₃. Todos estos valores son relativos al estándar PDB (Tieszen, 1991). En Keegan (1989), se reconoce un tercer grupo de plantas, con una fotosíntesis diferente denominadas CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*), donde se derivan valores más positivos que las plantas C₄. De esta manera, los pastos y las hojas que se pueden observar todos los días en Chile Central tienen valores isotópicos muy negativos porque corresponden al tipo de planta C₃; pierden alrededor de un 2% del ¹³C original, por el contrario, las plantas C₄ y CAM pierden menos. Estos metabolismos observados podrían responder a adaptaciones fisiológicas específicas, en relación al ambiente en el cual habitan (Tieszen, 1991).

Estos conocimientos, han sido aplicados a los aspectos ecológicos. Por ejemplo, las plantas arbóreas presentan valores más negativos en ¹³C que las plantas herbáceas o que las plantas de hojas perenne presentan valores en ¹³C más altas que las hojas caducas (Brooks et al., 1998), entre otras variables.

En este sentido, hasta la fecha, muchos estudios han mostrado que una gran cantidad de variables pueden afectar las concentraciones isotópicas, por ejemplo, la temperatura, agentes atmosféricos etc. Estos factores se presentan de manera diversa en función de la latitud a la que actúan: las diferencias entre regiones tropicales y templadas son muy elevadas (Dawson et al., 2001). También hay diferencias estacionales (verano e invierno) y diferencias inter-

hemisféricas. Por ejemplo, en el hemisferio norte las diferencias estacionales son mucho más acusadas que en el hemisferio sur.

5.4. Fijación de las concentraciones isotópicas en los tejidos animales

A continuación se explica cómo se fijan las concentraciones isotópicas en los tejidos animales, que se incorporan principalmente desde el alimento y el agua ingerida.

Lo primero que se debe tener en cuenta, es que las concentraciones isotópicas de los animales no son las mismas que las originales de los alimentos consumidos y el agua bebida (Metcalf, 2011). En el proceso de asimilación y fijación de las concentraciones isotópicas tienen lugar una serie de transformaciones metabólicas. Este proceso repercute en nuevos fraccionamientos isotópicos (en los tejidos) con respecto a las concentraciones originales (desde los alimentos).

5.4.1. Fijación de la relación isotópica de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$.

La concentración original de los carbonatos proviene de las plantas consumidas, las cuales producen una relación determinada de las concentraciones de los isótopos estables de carbono que a la vez traspasan de forma directa a los herbívoros, o indirectamente, a través de la cadena trófica, a los omnívoros y carnívoros (Koch, 2007).

En el caso de los herbívoros, los procesos de fraccionamientos durante la asimilación y fijación de las relaciones de los vegetales consumidos a los tejidos son muy elevados, resultando siempre valores en el δ más positivos que los correspondientes a los alimentos ingeridos. Por ejemplo, una diferencia de 5‰ entre la dieta y el colágeno animal con respecto a la $\delta^{13}\text{C}$ (se conoce como fraccionamiento trófico) (Iacumin et al., 2000).

Los valores del carbonato estructural (ce) de la $\delta^{13}\text{C}$ reflejan el contenido total de macronutrientes de la dieta. El enriquecimiento de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{ce}}$ relativo a $\delta^{13}\text{C}_{\text{dieta}}$ ($\Delta^{13}\text{C}_{\text{ce-dieta}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{ce}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{dieta}}$) varía de aproximadamente 9 a 14 ‰, y puede ser dependiente de la especie animal (Ambrose y Norr, 1993; Cerling y Harris, 1999; Tieszen y Fagre, 1993). En Cerling et al., (1997) informaron valores de la dieta desde el esmalte de 1,0143 a 1,0148 [donde $\alpha = (1000 + \delta^{13}\text{C}_{\text{esmalte}}) / (1000 + \delta^{13}\text{C}_{\text{dieta}})$] para mamíferos de gran tamaño, salvajes y cautivos (principalmente rumiantes, pero incluidos dos elefantes). Posteriormente, en Cerling y Harris (1999) reportaron un factor de enriquecimiento del ^{13}C [$\epsilon^* = 1 - \alpha^*$] de $14,1 \pm 0,5$ ‰, o un $\alpha_{\text{dieta-esmalte}}$ de 1,0141 para ungulados de tamaño grande. En un estudio de alimentación controlada, en Passey et al., (2005) encontraron que los valores ϵ^* variaban en más del 5% entre las especies, con los valores más altos en novillos ($14,6 \pm 0,3$ ‰) y cerdos ($13,3 \pm 0,3$ ‰), y los valores más pequeños en ratones ($9,1 \pm 1,6$ ‰).

La diferencia entre el colágeno y los valores de la dieta de ^{13}C ($^{13}\text{C}_{\text{colágeno-dieta}}$) también puede variar considerablemente (Ambrose y Norr, 1993; Tieszen y Fagre, 1993). En parte, esto se debe a que una gran proporción de carbono en el colágeno se deriva directamente del componente

proteico de la dieta en lugar de la dieta completa (Howland et al., 2003; Schwarcz, 2000). En Ambrose y Norr (1993) revisaron los valores de $^{13}\text{C}_{\text{colágeno-dieta}}$ obtenidos en numerosos estudios y concluyeron que son más altos en mamíferos salvajes de mayor tamaño que en mamíferos pequeños.

Los grandes mamíferos herbívoros que consumen predominantemente dietas C_3 o C_4 (incluidos los elefantes) tienen valores de $^{13}\text{C}_{\text{colágeno-dieta}}$ que son relativamente constantes (5,5‰) (Sullivan and Krueger, 1981; Vogel et al., 1990). Dado que los fraccionamientos entre los tejidos y los componentes de la dieta se pueden estimar, los valores de ^{13}C en colágeno y el bioapatito pueden utilizarse para identificar grandes cambios en la vegetación (C_3 a C_4), cambios en la dieta del animal y / o variaciones menores en el clima local .

Los principales procesos en los cuales se produce un enriquecimiento son: la pérdida diferencial de las moléculas en $^{12}\text{CO}_2$ en el proceso de la respiración; la captación selectiva de compuestos con ^{13}C durante el proceso de la digestión; el fraccionamiento metabólico durante la formación de distintos tipos de tejidos. En cualquier caso, las discriminaciones finales son muy significativas. Por el contrario, son significativamente homogéneas entre carnívoros y animales consumidos, de tal forma que las concentraciones $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ resultantes son muy similares a las procedentes de los animales consumidos.

La explicación general con respecto a los valores positivos del tejido animal con respecto a la dieta, radica en lo siguiente: el fraccionamiento isotópico entre el carbono inorgánico disuelto (CID) en la sangre, y el carbonato en la precipitación del mineral en el bioapatito, es similar entre las especies; mientras el fraccionamiento entre el carbono de la dieta y el CO_2 metabólico

difiere entre especies. La variabilidad en el último componente, permitiría la variabilidad en el espaciado dieta-bioapatito, debido a que el CO₂ metabólico actúa como el *input* dentro del CID en la sangre. El factor más a menudo implicado para causar diferencias inter-especies en el fraccionamiento entre la dieta y el CO₂ metabólico, es la diferencia inter-especies en la cantidad de producción de metano por los microorganismos en el tracto digestivo. Los metágenos producen CH₄, utilizando H₂ y CO₂ como sustrato; el metano es empobrecido en ¹³C por más de un 30‰ en relación al alimento, y el CO₂ es correspondientemente enriquecido en ¹³C. Este ¹³C enriquecido puede entrar a la sangre, en equilibrio con el *pool* de DIC de la sangre y que difunde su señal en el desarrollo del bioapatito (Passey et al., 2005).

Una situación muy importante es que los estudios se han centrado en evaluar y limitar la magnitud de los fraccionamientos, atendiendo tanto a la especie como a los tejidos animales que posteriormente se analizan, y considerando en última instancia la fuente de carbono del alimento consumido. Así por ejemplo, a partir de la misma alimentación de un animal, diferentes tejidos animales arrojan diferentes valores isotópicos; puede llegar a existir una diferencia entre 7-8‰ entre los valores ¹³C del tejido óseo y el biopatito presente en el esmalte de los mismos individuos. Sin embargo, igualmente se puede distinguir la fuente de origen del carbono. Por consiguiente, se puede estimar cuantitativamente los componentes de la dieta acorde a los valores establecidos para los recursos vegetales consumidos y las modificaciones esperables durante la fijación de éstas a los diferentes tejidos.

Sin perjuicio de lo anterior, los estudios vienen mostrando que los animales alimentados a partir de plantas con las mismas vías fotosintéticas

pero procedentes de medios estructurales distintos (ambiente boscoso versus ambiente abierto), difieren considerablemente en sus valores isotópicos (Fig. 17). Este fenómeno recibe el nombre de efecto de dosel (van der Merwe and Medina (1991) (Fig. 18).

También, variaciones en los valores de ^{13}C en las plantas pueden ser causadas por las variaciones en la disponibilidad de agua, la salinidad, los niveles de luz y el grado de cobertura del dosel (Kohn y Cerling, 2002). Específicamente, el empobrecimiento de ^{13}C se asocia con niveles más bajos de luz, más cobertura del dosel y menor salinidad (Farquhar et al., 1989). Las condiciones de sequía tienden a causar un enriquecimiento de ^{13}C , aunque los efectos pueden ser grandes o pequeños (Fig. 19).

En el caso del valor del bioapatito, el valor del fraccionamiento causado por la dieta y fijado en tejidos animales es un valor conocido: aproximadamente 14,1‰ (por ejemplo, Cerling y Harris, 1999). Para proponer inferencias desde el bioapatito, provenientes de materiales del Pleistoceno, el hecho de que la quema de combustibles fósiles después de la Revolución Industrial resultó en el cambio del valor de la $\delta^{13}\text{C}$ del CO_2 atmosférico ($\delta^{13}\text{C}_{\text{atmCO}_2}$) desde -6,5‰ a -8‰ (Marino y McElroy, 1991), aquello es necesario tenerlo en consideración. Los rangos de los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ para mamíferos herbívoros en diferentes hábitat pueden ser estimados de la siguiente manera: 1) bosque cerrado o denso posee un rango desde -20,5 a -14,5‰; 2) bosque semiabierto desde -14,5 a -9,5‰; 3) praderas arboladas de C_3 a áreas abiertas xéricas, desde -9,5 a -6,5 ‰; iv) una mezcla de praderas xéricas de $\text{C}_3\text{--C}_4$ desde -6,5‰ a -1,5‰ y 4) praderas solamente C_4 desde -1,5‰ (Domingo et al., 2012).

De acuerdo a Passey et al., (2009), el valor de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{atmCO}_2}$ en el periodo de tiempo representado para los sitios del Pleistoceno Inferior ($\sim 1.80\text{--}0.78\text{ Ma}$) fue $\sim -6,5\text{‰}$, el valor $\delta^{13}\text{C}_{\text{atmCO}_2}$ en el Pleistoceno Medio fue de $\sim -6,7\text{‰}$ y el valor de $\delta^{13}\text{C}_{\text{atmCO}_2}$ en el Pleistoceno Superior fue de $\sim -6,6\text{‰}$. Sin embargo, las variaciones en la $\delta^{13}\text{C}_{\text{atmCO}_2}$ pueden haber sido un poco más grandes en algunos casos, como durante el Último Máximo Glacial, cuando el valor de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{atmCO}_2}$ puede haber variado entre $\sim -7,1\text{‰}$ (Leuenberger et al., 1992) and $\sim -7.4\text{‰}$ (Tipple et al., 2010).

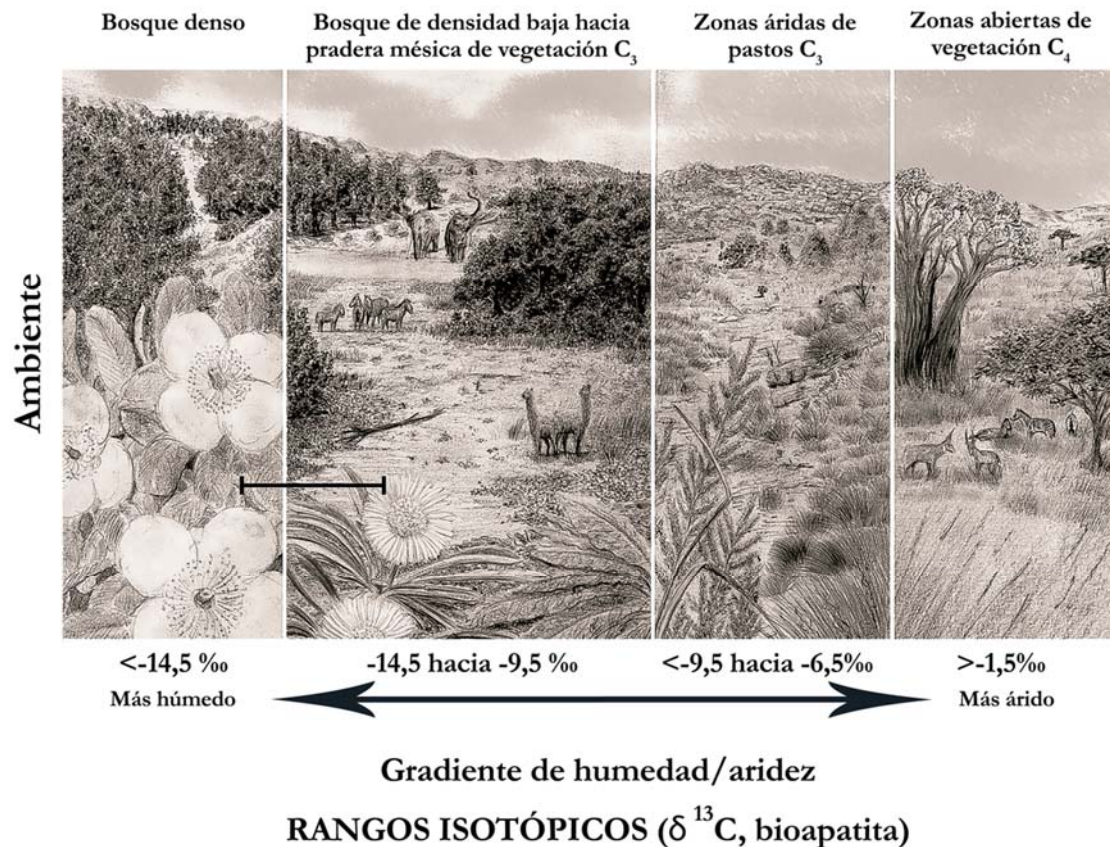


Figura 17. El gráfico muestra diferentes tipos de ambientes de acuerdo a un gradiente de humedad/aridez dado por rangos isotópicos establecidos desde el carbono en el bioapatito. La barra negra indica el ambiente bajo el cual los gonfoterios de la Nordpatagonia chilena habitaron (modificado de González-Guarda et al., 2017).

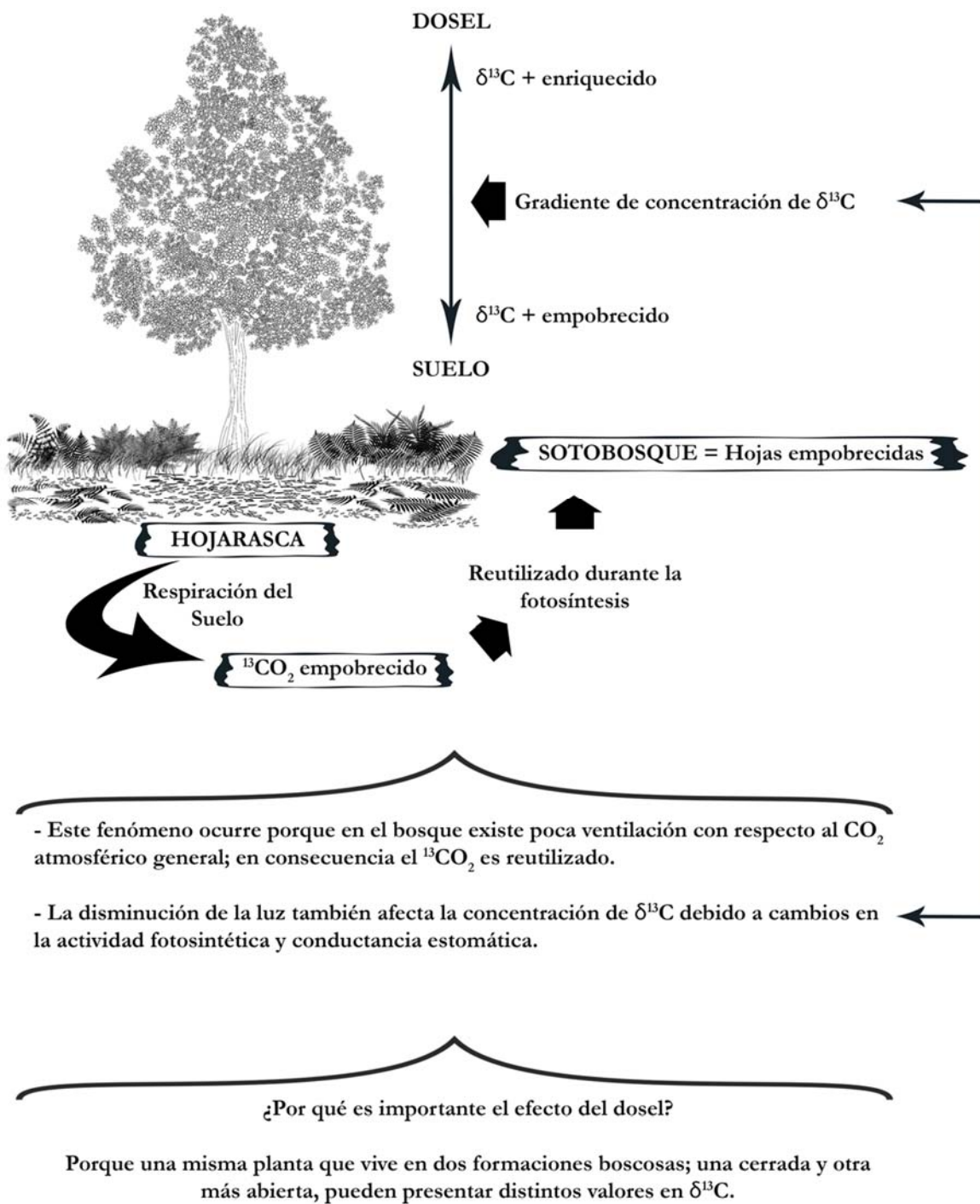


Figura 18. Efecto de dosel en la vegetación.

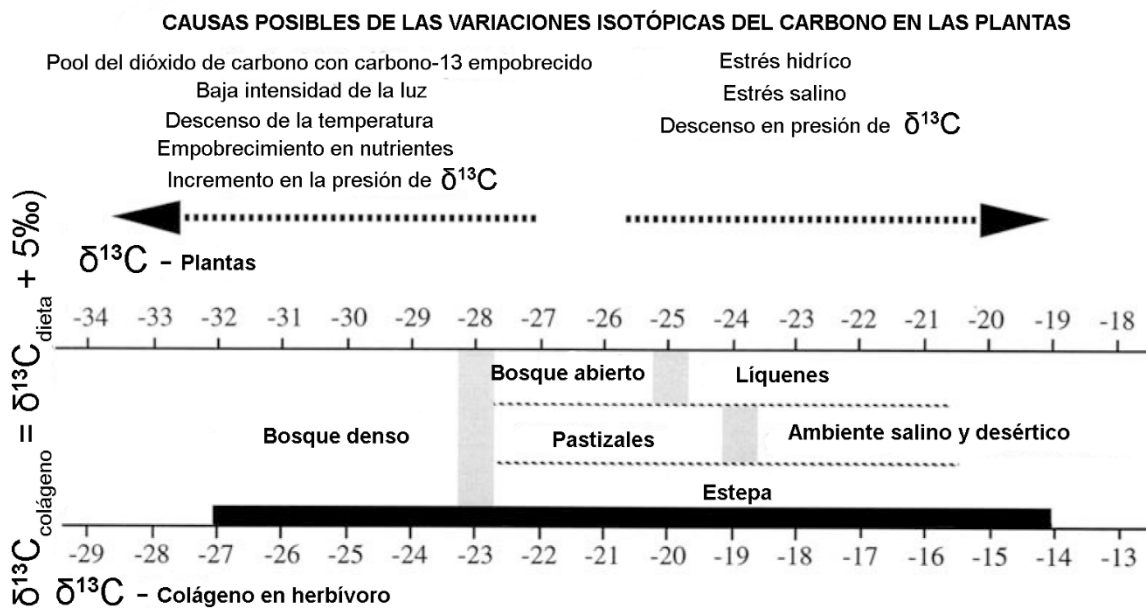


Figura 19. Rango de valores de la $\delta^{13}\text{C}$ en el colágeno medidos en modernas áreas árticas, templadas y de estepa, con posibles causas de variaciones isotópicas de carbono en plantas y herbívoros (Figura modificada desde Bocherens, 2003).

5.4.2. Fijación de la relación isotópica de $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$

El oxígeno es el elemento más utilizado para las interpretaciones paleoclimáticas o paleoambientales. Primero, debido a que es muy abundante en la Tierra, y constituye un componente mayoritario de los productos que se generan en el ambiente. Segundo, el oxígeno presenta isótopos con masas distintas como para generar un fraccionamiento relevante durante las reacciones químicas. Tercero, la cantidad de isótopo pesado es abundante en el sistema climático como para que los Espectrómetros de Masas puedan analizarlo con precisión (Chivelet y Muñoz-García, 2015).

El uso de las relaciones isotópicas del oxígeno en la reconstrucción de los climas del pasado, se basa en la premisa de que la composición isotópica de un compuesto depende de las condiciones fisicoquímicas bajo las cuales se

formó. Esas condiciones determinan que se produzca un mayor o menor fraccionamiento isotópico (Chivelet y Muñoz-García, 2015). Así, por ejemplo, teniendo en cuenta que los carbonatos precipitan a partir de soluciones acuosas con carbono disuelto, por consiguiente, existe una relación directa entre las relaciones isotópicas del agua y de esos minerales (Chivelet y Muñoz-García, 2015).

Con respecto a la composición isotópica del oxígeno en los mamíferos terrestres, ésta es directamente relacionada con el agua corporal del animal, la cual representa la composición isotópica del oxígeno que entra y sale del cuerpo animal, pero a la vez, ésta es el producto de una función entre la fisiología de los individuos, el clima y la composición de la alimentación (Kohn et al., 1996). Se acepta que el oxígeno del cuerpo animal está formado por el agua consumida, el oxígeno atmosférico y el oxígeno de los alimentos ingeridos (Luz et al., 1984). Dado que el oxígeno atmosférico es siempre igual, se asume que el oxígeno del agua del cuerpo animal es representativo principalmente del agua aportada al cuerpo animal, y por tanto, las concentraciones de los valores de ^{18}O en los tejidos son también producto del agua bebida.

Los tejidos fijan los valores isotópicos del agua del cuerpo animal por precipitación. Las concentraciones isotópicas que resultan están condicionadas por dos principales variables: la fuente isotópica del agua consumida del cuerpo animal (que se vincula principalmente a la composición isotópica del agua consumida) y por la temperatura a la que tiene lugar el proceso de precipitación (Longinelli, 1984). Dado el hecho que la temperatura interna de los mamíferos es constante y no se ve afectada por los cambios climáticos, es

posible establecer una relación lineal entre los valores del ^{18}O del agua consumida, los cuales son una representación casi directa de los valores del ^{18}O en los tejidos de los animales (Sponheimer y Lee-Thorp, 1999). Con el tiempo, se ha ido demostrando una relación entre la composición isotópica de los tejidos de los mamíferos y factores climáticos como modelos de circulación atmosférica, y temperaturas a escala local y regional (Kohn y McKay, 2010).

Existe una división entre áreas templadas y continentales con elevaciones media-alta frente a áreas tropicales. En el primer caso, existe una correlación entre los valores del ^{18}O en la precipitación y la temperatura; los valores más positivos se relacionan con temperaturas más elevadas, y los valores más negativos se relacionan con temperaturas más bajas. En el segundo caso, existe una correlación entre los valores del ^{18}O en la precipitación y el volumen de la precipitación; valores del ^{18}O más negativos corresponden a aumentos del volumen de la precipitación, valores del ^{18}O más positivos corresponden a disminución del volumen de la precipitación (Rozanski et al., 1993).

En las regiones templadas, la temperatura es el principal agente de las variaciones en los valores del ^{18}O . Este esquema genera que los valores del ^{18}O varíen a lo largo de las distintas estaciones acorde a las variaciones de la temperatura, dadas las diferencias en la presión evaporativa entre ^{18}O y ^{16}O . Por el contrario, en las regiones tropicales donde el volumen de las precipitaciones varían fuertemente durante un ciclo estacional, mientras que las temperaturas son más estables, los valores del ^{18}O se ven básicamente influenciados por las variaciones en el volumen, debido básicamente a que el ^{18}O precipita más rápido que ^{16}O . Así, cuando aumenta el volumen de las

precipitaciones, la proporción del ^{18}O es menor en el agua atmosférica, y por consiguiente, más bajos son los valores del ^{18}O (Dansgaard, 1964).

En el caso de querer emplear los valores de las muestras como *proxies* a los valores absolutos de precipitación y temperatura, pues ha sido necesario estimar el fraccionamiento isotópico durante la fijación del oxígeno en los tejidos. De esta manera, se han desarrollado modelos experimentales en los cuales se han construido ecuaciones para el cálculo de temperaturas en animales específicos (ver el capítulo de métodos).

En relación a la posibilidad de incidir en la temperatura ambiental, las propuestas realizadas se fundamentan en el hecho de que la principal fuente de agua medioambiental es el agua de lluvia (o agua meteórica), y que ésta agua, presenta una relación estable y una correlación estimable con la temperatura de una región dada (Dansgaard, 1964). En este sentido, y dado que los valores de la $\delta^{18}\text{O}$ de los restos de macromamíferos proceden del agua del cuerpo animal, aportada principalmente por el agua meteórica, es posible correlacionar los valores de la $\delta^{18}\text{O}$ de las muestras con los valores del agua medioambiental y representar la temperatura acorde a los modelos experimentales de control.

Pero no solo el agua de lluvia es ingerida por los animales. Los animales también beben agua del deshielo de los glaciares y desde la vegetación (Metcalf et al., 2013). El agua de deshielo es muy empobrecida, por tanto, habrá que tener cuidado en no confundir un clima frío con un fenómeno de deshielo debido al alza de las temperaturas. El oxígeno proveniente de la vegetación es muy enriquecida. También, habrá que tener cuidado en la interpretación de aquellos datos. En este sentido, es conveniente diferenciar

“dos tipos” de mamíferos: los bebedores obligados y los no obligados. Los bebedores obligados, beberán casi toda el agua desde el agua de lluvia. Los bebedores no obligados, la beberán desde cualquier fuente (por ejemplo, vegetación, agua metabólica) (Kohn, 1996).

En el caso de los gonfoterios de Chile, podría ser más fácil la interpretación ambiental, ya que corresponden a animales bebedores obligados.

5.4.3. Fijación de la relación isotópica de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$

Casi todo el nitrógeno ingerido proviene de la dieta basada en proteínas. En mamíferos herbívoros, los valores observados de la $\delta^{15}\text{N}$ en el colágeno tienen un valor de alrededor de 3‰ más altas que los valores de las plantas consumidas (Sponheimer et al., 2003; Koch, 2007).

La señal isotópica en los mamíferos puede estar influenciada por varios factores, que pueden ir desde el clima hasta las patologías en animals (Fig. 20). En el caso de la vegetación, la mayoría de las plantas obtienen los iones de amonio del nitrógeno (NH_4^+) o nitrato (NO_3^-) del sustrato, y el valor de la $\delta^{15}\text{N}$ en tales plantas depende de muchos factores: tales como el valor de la $\delta^{15}\text{N}$ en el sustrato, el grado de desarrollo de los suelos, la disponibilidad de nutrientes y las asociaciones micorrízicas con la acidez del suelo (Stevens et al., 2008) (Fig. 21).

Globalmente, los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ a nivel del ecosistema son controlados por el clima, de manera que en áreas frías y/o húmedas se observan valores empobrecidos de la $\delta^{15}\text{N}$ (Fox-Dobbs et al., 2008). En

general, los suelos más cálidos, más secos y/o más salinos producen valores altos de la $\delta^{15}\text{N}$ en las plantas; resultados probables de cambios metabólicos en respuesta a cambios en la disponibilidad de agua y cambios en la composición de isótopos de nitrógeno en plantas individuales (Hedges et al., 2004).

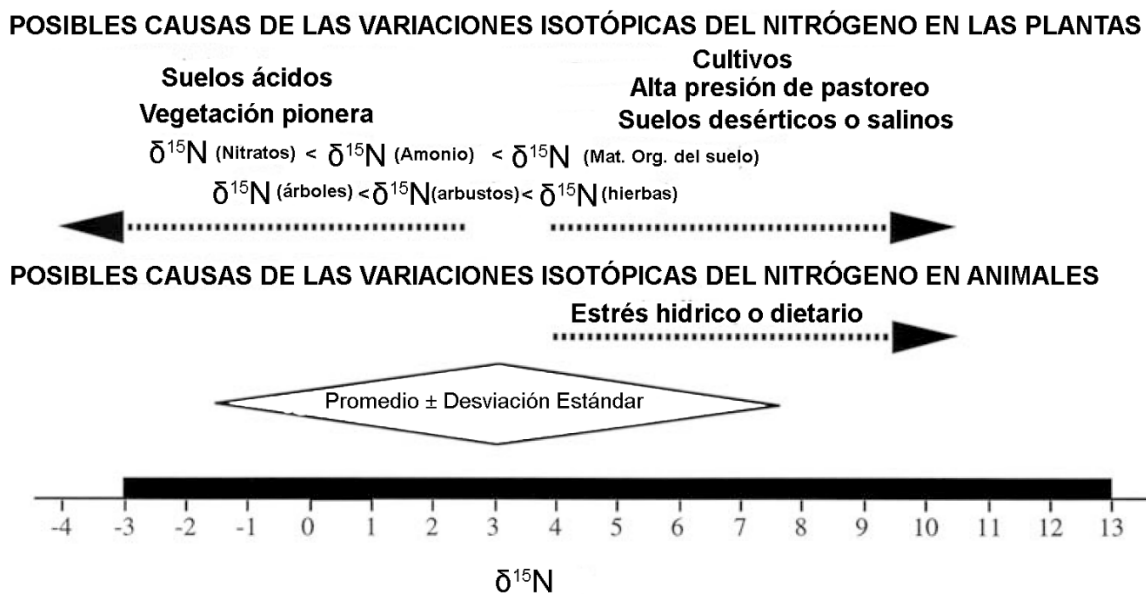


Figura 20. Rango de valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en el colágeno de herbívoros medidos en modernas áreas árticas, templadas y de estepa, con posibles causas de variaciones isotópicas de nitrógeno en plantas y herbívoros (Modificado de Bocherens, 2003).

En los ecosistemas templados y semiáridos, los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en la vegetación varían de 3‰ a 6‰ (Evans and Ehleringer, 1994). En áreas donde la precipitación es superior a 1000 mm/año se ha observado que los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ oscilan entre -2 ‰ y 0‰ en plantas que no fijan nitrógeno (Heaton, 1987). También se han obtenido valores de la $\delta^{15}\text{N}$ entre -2‰ y 2‰ en plantas que fijan nitrógeno atmosférico o que crecen en asociación con micorrizas (Schwarcz et al., 1999).

La calidad de la alimentación y la fisiología digestiva influye en el equilibrio en la excreción del nitrógeno entre la urea y las heces, por lo que las dietas pobres en proteínas tienden a resultar en enriquecimientos más pequeños (Sponheimer et al., 2003). Además, la escasez de agua en las plantas, parece tener un efecto adicional sobre el enriquecimiento de nitrógeno (Schwarcz et al., 1999) (Fig. 22).

Las fuentes potenciales de nitrógeno en una planta (por ejemplo, el nitrato, amonio y moléculas orgánicas) varían en abundancia y valor isotópico. Las diferencias locales del ciclo del nitrógeno en el suelo juegan un rol fundamental en determinar las fuentes disponibles para las plantas, y la simbiosis con los microorganismos del suelo y los hongos que son esenciales para la planta en relación a la incorporación del nitrógeno, que también afecta a los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ (Taylor et al., 2003).

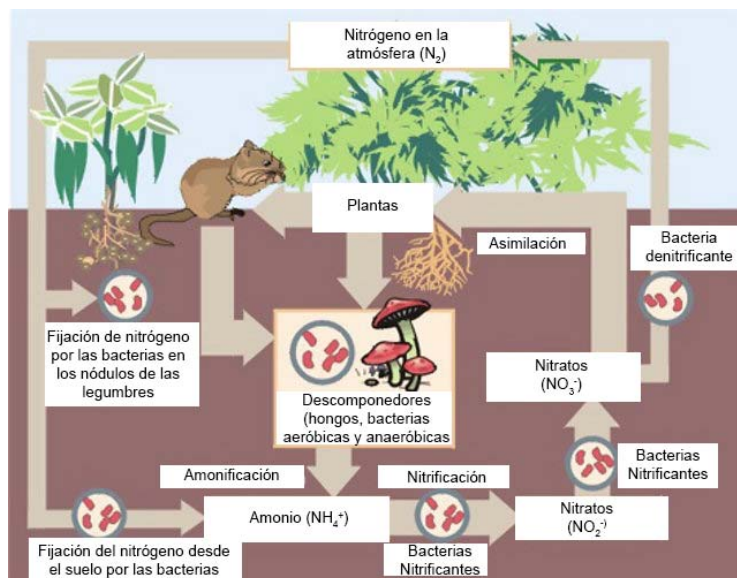


Figura 21. Ciclo del nitrógeno.

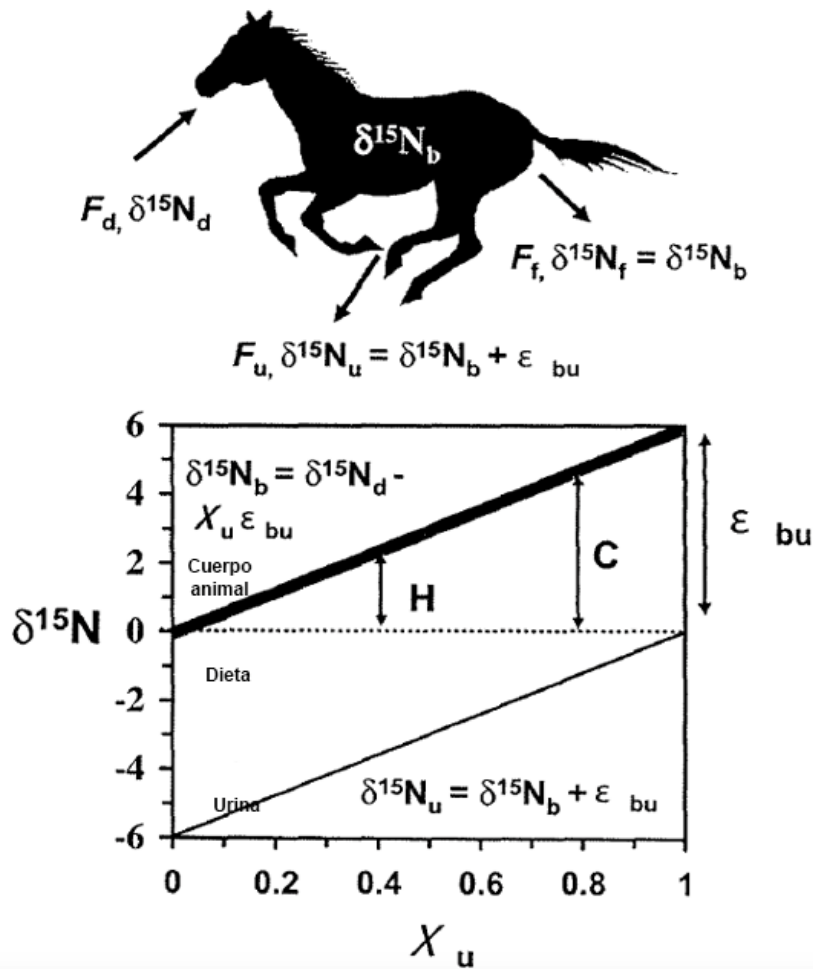


Figura 22. La figura muestra un modelo de balance de masas de los isótopos de nitrógeno en estado estacionario para mamíferos. Las flechas dentro y fuera del caballo identifican los principales compuestos de nitrógeno y sus composiciones isotópicas. El gráfico bivariente muestra cómo los valores del tejido corporal (línea oscura) y la orina (línea gris) cambian a medida que la proporción de nitrógeno corporal se pierde debido a los cambios en la orina (X_u), suponiendo que el fraccionamiento principal en este sistema ocurre entre el tejido corporal y la orina (ϵ_{bu}) y que el valor de N de la dieta es 0‰ (línea punteada). Los carnívoros (C) consumen proteínas por calorías y, por lo tanto, consumen mucha más cantidad de nitrógeno de la necesaria para mantener el equilibrio de masa. Derraman el exceso de nitrógeno en la orina empobrecida en ^{15}N , y por tanto, muestran un enriquecimiento de ^{15}N relativamente elevado en los tejidos del cuerpo en relación a la dieta. En contraste, un herbívoro para mantener el balance de masa (H) sobre una dieta pobre en proteínas, debe derramar menos nitrógeno como desecho / orina; pierde más nitrógeno a través del vertimiento inevitable de proteínas del cuerpo como cabello, leche, enzimas y especialmente la pared intestinal. Como consecuencia, los tejidos corporales de los herbívoros exhiben un menor enriquecimiento de ^{15}N relativo (Modificado de Koch, 2007).

El estado del nitrógeno en el suelo varia sobre todo a escala espacial, y está influenciado por el contenido de agua y pH, historia y edad de los suelos y la actividad herbívora. Hay evidencias que las condiciones que provocan una alta tasa de rotación del nitrógeno permiten un mayor enriquecimiento de ^{15}N en el ecosistema (Handley et al., 1999). Esto, se piensa que deriva de la mayor exportación de nitrógeno isotópicamente ligero (por ejemplo, como formas volátiles) tal como el amoníaco u el óxido nitroso. La rotación es mayor en las condiciones más cálidas y secas, y hay una tendencia general para un mayor enriquecimiento de nitrógeno en dichos ecosistemas (Amundson et al., 2003). Algunos trabajos han mostrado que el enriquecimiento de ^{15}N en plantas se correlaciona cercanamente con la abundancia de precipitación pero únicamente para plantas C_3 (Swap et al., 2004). Bajo tales condiciones las micorrizas están a menudo involucradas en el transporte de nitrógeno hacia las plantas, y aquellas asociaciones de micorrizas son esenciales en la influencia de la $\delta^{15}\text{N}$ en la planta (Handley et al., 1999).

La tendencia en general sobre los últimos 45.000 años es un descenso gradual en los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en la fauna, con valores más bajos observados en la $\delta^{15}\text{N}$ en el Último Máximo Glacial. Los valores incrementaron rápidamente en el Holoceno temprano. Sin embargo, no hay un parámetro climático o ambiental que haya sido identificado como factor controlador primario de los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ sobre el último ciclo interglacial/glacial. Aunque un número de factores interrelacionados han sido identificados como posibles factores que contribuyeron a la disminución de los valores durante intervalos fríos.

En primer lugar, una adaptación fisiológica de los animales a condiciones adversas (Richards y Hedges, 2003) o un consumo preferencial de plantas con bajos valores (Nadelhoffer et al., 1996). Diferencias en la fisiología digestiva entre las especies permite diferentes fraccionamientos entre planta-animal (Sponheimer et al., 2003), y diferencias en la calidad de la dieta, especialmente el contenido en proteínas (Sponheimer et al., 2003). Aún así, se piensa que es poco probable que la calidad de la dieta y/o fisiología animal cambiarían de manera coherente en una región geográfica tan amplia.

En segundo lugar (más probable), la disminución se debe a un cambio en los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ de las plantas. Los valores de las plantas son dependientes de múltiples factores, de la $\delta^{15}\text{N}$ del suelo, desarrollo del suelo, disponibilidad de nutrientes (nitrógeno y fósforo), asociaciones de micorrizas, ciclo del nitrógeno (sistema abierto con preferencia de pérdida de la $\delta^{15}\text{N}$ versus sistemas cerrados con muy limitada pérdida de la $\delta^{15}\text{N}$) (Amundson et al., 2003). Cada uno de estos factores son altamente dependientes de la temperatura y disponibilidad de agua, así los valores de las plantas (y por tanto, los valores de los herbívoros), dan pistas de los cambios climáticos. En particular, el desarrollo del suelo congelado (*permafrost*), la fusión y el agua estancada parecen jugar un papel significativo en los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ sobre la fauna con respecto al último ciclo interglacial/glacial (Stevens y Hedges, 2004). Por consiguiente, las condiciones climáticas extremas y el continuo *permafrost* en el Último Máximo Glacial, seguido por un extenso deshielo, pudo permitir un dramático empobrecimiento en los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en la fauna.

En el estudio de Heaton et al., (1986), se encontró en la fauna moderna y en humanos (registrados en sitios arqueológicos) una correlación negativa

entre los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ y la cantidad de precipitación. Sin embargo, en el estudio de Sealy et al., (1987), se sugirió que la correlación entre cantidad de precipitación y los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en el colágeno de la fauna, únicamente ocurre en áreas con menos de 400 mm de precipitación al año. Los resultados en Gröcke et al., (1997) y Ambrose (2000), sugieren que la aridez puede únicamente afectar a los valores isotópicos del nitrógeno de ciertas especies. Sin embargo, los resultados en la fauna herbívora proveniente desde Australia y Sudáfrica, son extremadamente similares, lo cual hace pensar que una relación global podría existir.

En el estudio de Ambrose y DeNiro (1986), se indica que como la relación entre aridez y la $\delta^{15}\text{N}$ es más prominente en los animales que no son bebedores obligados, los valores más altos de la $\delta^{15}\text{N}$ en la fauna, se pueden relacionar con el factor sequía. Estos animales reducen la pérdida de agua desde la masa corporal a través de la excreción de la orina, que es más concentrada en urea, la cual posee valores más negativos en la $\delta^{15}\text{N}$ en relación al tejido del cuerpo animal. Así, los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en el cuerpo animal pueden ser altos para mantener el equilibrio de masas (Schwarcz et al., 1999).

En Sealy et al., (1987), también sugirieron que la reducción de la proteína en la dieta, durante el periodo de sequía pudo resultar en el incremento del reciclaje de nitrógeno en el animal, mediante la conversión de urea a “proteínas bacteriales” en el intestino, lo cual debería incrementar el nivel trófico, debido a que la proteína es eventualmente consumida por el organismo. Este modelo ha sido criticado, porque el reciclaje de nitrógeno debería resultar en el empobrecimiento de la $\delta^{15}\text{N}$ más que en el

enriquecimiento, ya que la urea consumida es empobrecida en la $\delta^{15}\text{N}$, y que si no hay pérdida neta de nitrógeno como un resultado del reciclaje, no debería haber ningún cambio en el valor de la $\delta^{15}\text{N}$ en todo el cuerpo animal.

5.5. Efecto de la lactancia en los isótopos estables registrados en los proboscídeos

El comportamiento social de los elefantes modernos (*Loxodonta* y *Elephas*) es una referencia útil para tratar de comprender el comportamiento de los proboscídeos extintos (Haynes, 1991).

Los elefantes africanos recién nacidos se alimentan exclusivamente de la leche materna hasta aproximadamente los 3 meses de edad, después de lo cual, comienzan a consumir vegetación (Lee y Moss, 1986, Owen-Smith, 1988). El destete es muy gradual. Los juveniles pueden sobrevivir sin leche alrededor de los 2 años de edad, pero por lo general continúan amamantando hasta el nacimiento de la siguiente cría de la madre, después de unos 3 a 6 años (Lee y Moss, 1986, Owen-Smith, 1988, Sukumar, 2003). La duración de los intervalos entre nacimientos está relacionada con la disponibilidad de alimentos (promedio = 3,5 en años de alta disponibilidad de alimentos y 5,6 en años de baja disponibilidad de alimentos) (Lee y Moss, 1986). Alrededor del 15% de los juveniles continúan amamantando incluso después de que nace su hermano, hasta por 8 años (Lee y Moss, 1986).

5.5.1. Carbono

La composición isotópica de los tejidos de los infantes, depende de la composición isotópica de las dietas de los infantes (leche y cualquier alimento suplementario) y de los fraccionamientos isotópicos específicos de los tejidos en relación con la dieta.

La composición isotópica de las macromoléculas en la leche es igual a la dieta de la hembra lactante, sumado a cualquier fraccionamiento metabólico isotópico que se produce durante la producción de leche (Metcalf, 2011). Las grasas lácteas tienden a tener valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ que los carbohidratos, mientras que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en las proteínas son más altos (Camin et al., 2008). Debido a que es relativamente alta en grasa, la leche típicamente se empobrece de ^{13}C en relación con la dieta (Miller et al., 2008). Aunque diferentes especies tienen vías digestivas diferentes (por ejemplo, rumiantes vs. no rumiantes) y abundancias relativas de macronutrientes lácteos, los estudios de múltiples especies de mamíferos han informado un promedio de 1–2 ‰ de empobrecimiento de ^{13}C en la leche en relación con la dieta (Miller et al., 2008). Sin embargo, esos estudios implicaron cambios entre las dietas C_4 y C_3 seguidas de tiempos de equilibrio dietario relativamente cortos, lo que probablemente condujo a una diferencia entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en los tejidos previamente formados (por ejemplo, la grasa almacenada) y la leche recién formada.

Dado que el metabolismo de los tejidos corporales es importante en la producción de la leche (Wilson et al., 1988) y los lípidos tienen una ruta

metabólica más larga y compleja que los carbohidratos (Masud et al., 1999), la leche formada después de un cambio dietario, en parte, puede estar comprendida de lípidos derivados de la dieta anterior. Sin embargo, para el caso de los gonfoterios de Chile, es muy poco probable que hayan sido afectados por los procesos antes mencionados, porque en el rango latitudinal estudiado en esta tesis, hubo ausencia de plantas C₄ en el Pleistoceno Superior (ver capítulo 10).

Manteniéndose igual, toda la teoría explicada en párrafos recientes, entonces, esperaríamos que los tejidos de los infantes que se forman antes del nacimiento, tengan valores de la $\delta^{13}\text{C}$ equivalentes a los de la madre, y los tejidos que se forman durante la lactancia tengan valores de la $\delta^{13}\text{C}$ entre 1-2 ‰ inferiores a la madre, debido al empobrecimiento del ^{13}C de la leche. Sin embargo, este modelo no tiene en cuenta la "ruta" metabólica de ciertas macromoléculas en la dieta hacia los tejidos corporales específicos (Schwarcz, 2000).

En este sentido, el colágeno se construye principalmente a partir de las proteínas en la dieta, mientras que el carbonato estructural del bioapatito se forma a partir del conjunto metabólico de carbono, derivado de toda la dieta (Ambrose y Norr, 1993; Tieszen y Fagre, 1993). Por tanto, se puede esperar que los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{carbonato}}$ de los lactantes sean más bajos que los valores de sus madres, y que los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{colágeno}}$ de los lactantes sean más similares a los de sus madres (Metcalf, 2011). Sin embargo, las comparaciones de los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ entre lactantes y madres / adultos han arrojado un rango de resultados que, algunos de los cuales, pueden ser específicos de cada especie de mamífero estudiado.

5.5.2. Nitrogeno

Los tejidos animales están típicamente enriquecidos en ^{15}N en comparación con la dieta (Minagawa y Wada, 1984). La magnitud del enriquecimiento de ^{15}N durante la lactancia depende del tejido, fisiología y el metabolismo del animal. Sin embargo, en Balasse et al., (2001) indican que para los herbívoros (que consumen plantas con niveles bajos en proteínas), la proteína de la leche puede continuar proporcionando la mayor contribución de aminoácidos al colágeno, incluso cuando se consumen cantidades relativamente pequeñas de leche. Además, la formación gradual del colágeno y el valor del promedio que se obtiene durante un muestreo isotópico, podrían estar mostrando una retención de la señal de "lactancia" durante un tiempo, después de que la mayoría de la lactancia haya cesado. En este mismo contexto, en Fuller et al., (2006), encontraron que incluso durante el destete de los infantes humanos, los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ no disminuyeron a niveles maternos tan rápido como los valores de la $\delta^{13}\text{C}$. Por tanto, los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ de los lactantes tienen mayor utilidad para identificar la duración de la lactancia, pero no necesariamente el inicio del destete.

5.5.3. Oxígeno

La mayor parte del oxígeno contenido en la leche se manifiesta en forma de agua, derivada desde el agua de la precipitación y del agua proveniente de la dieta. El grado de enriquecimiento depende en gran medida del contenido de agua y la composición isotópica de la dieta.

En Camin et al., (2008), encontraron que los valores en la dieta de la $\delta^{18}\text{O}$ (en la planta-agua) eran 5-6 ‰ más altos que los del agua proveniente de la precipitación, como un resultado de la evapotranspiración que tiene lugar en las hojas de las plantas. Además, la cantidad de agua en los tejidos vegetales posee una gran variación (por ejemplo, las hierbas contienen hasta 85% de agua, en comparación con solo un 15% en el heno) (Renou et al., 2004), por tanto, cuando los valores de la $\delta^{18}\text{O}$ del agua consumidas son los mismos, las dietas basadas en las hierbas, exhiben valores de la $\delta^{18}\text{O}$ en la leche más altos que las dietas de heno. Aunque no se ha estudiado en profundidad, existen factores fisiológicos que también pueden contribuir al enriquecimiento del ^{18}O en la leche.

Los tejidos animales que se forman antes del nacimiento, deberían tener valores de la $\delta^{18}\text{O}$ similares a los de los tejidos de la madre, ya que ambos se forman a partir del mismo grupo de agua corporal. Los lactantes deberían tener valores mayores de la $\delta^{18}\text{O}$ que sus madres, debido al enriquecimiento de ^{18}O en la leche. Alimentarse con plantas frondosas, mientras amamantan, también aumentaría los valores de la $\delta^{18}\text{O}$ en los juveniles, pero el consumo de agua desde el ambiente debería disminuir los valores de la $\delta^{18}\text{O}$ hacia los valores de la madre (Metcalf, 2011).

5.6. Alteración diagenética

Cuando se llevan a cabo análisis geoquímicos en material fósil, con el fin de realizar una interpretación paleoecológica, paleoambiental y/o paleoclimática, se ha de realizar una evaluación previa de los efectos que la diagénesis puede

haber ejercido sobre dichos fósiles. Por consiguiente, existen diferentes métodos para determinar si los mecanismos físicos y químicos acaecidos durante el proceso de fosilización han modificado la señal geoquímica original del material a estudiar.

En primer lugar, para los análisis de la $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ realizados en bioapatito se seleccionó el esmalte dental, ya que presentan unas características físicas y químicas que lo hacen altamente resistente frente a la alteración diagenética (Sharma et al., 2004). El esmalte es menos poroso que el hueso o la dentina, presenta menos de un 5% en peso de materia orgánica y muestra cristales de bioapatito más grandes ($1000 \times 130 \times 30 \text{ nm}$) y una menor capacidad de sustitución química en comparación con el hueso o dentina (Legeros, 1991).

El valor de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$ del bioapatito es comúnmente considerado más resistente que el valor de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$, puesto que los enlaces P–O en la red del bioapatito son más fuertes que los enlaces C–O (Bryant et al., 1994).

Se puede producir la alteración de los valores isotópicos de oxígeno mediante tres procesos: 1) la precipitación de minerales secundarios (carbonatos, fosfatos) en o entre los cristales de bioapatito; 2) la adsorción de aniones CO_3^{2-} o PO_4^{2-} en la superficie de la red del bioapatito; y 3) el intercambio iónico durante la disolución/reprecipitación o intercambio vía estado sólido (Zazzo et al., 2004).

Los procesos 1 y 2 pueden ser minimizados mediante el tratamiento químico previo de las muestras descrito en el apartado de Material y Métodos. Una vez llevados a cabo los análisis de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ y $\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$, la alteración diagenética puede ser evaluada mediante el siguiente razonamiento: si los aniones del CO_3^{2-} o el PO_4^{3-} del bioapatito han precipitado en equilibrio a partir

del agua corporal en el momento de la mineralización a una temperatura corporal relativamente constante en el caso de los mamíferos, se observa una diferencia establecida y constante entre los valores de $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ y $\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$ ($\Delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3\text{--PO}_4} = \delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3} - \delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$).

En estudios realizados en mamíferos actuales se ha observado un valor consistente de $\Delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3\text{--PO}_4} = 8,6\text{--}9,1\text{‰}$ (Iacumin et al., 1996). Un valor cercano a este rango en material fósil es indicativo de que ambas fases han retenido su valor isotópico original.

En el caso del colágeno, la prueba más ampliamente utilizada para determinar el grado de alteración diagenética es calcular la relación atómica C:N (Ambrose, 1990; Clementz et al., 2009). En mamíferos actuales, esta relación fluctúa entre aproximadamente 2,9 y 3,6. Por consiguiente, el colágeno fósil, cuyos valores de C:N que presenten dicho rango de valores podrá ser considerado como inalterado. Además, los valores del carbono y nitrógeno que tengan valores más altos que el 13% y 4,8%, respectivamente (Ambrose, 1990), pueden ser considerados con una buena preservación.

CAPÍTULO 6.

6. PRINCIPIOS DEL ANÁLISIS DEL MICRODESGASTE DENTAL

6.1. Concepto y función

El análisis del microdesgaste dental utiliza el microscopio óptico o electrónico los cuales permiten identificar y cuantificar los rasgos del microdesgaste (estrías y depresiones) presentes en la superficie del esmalte y dentina de los dientes (Solounias y Semprebon, 2002). Este análisis permite clasificar los individuos analizados dentro de diferentes categorías, por ejemplo, ramoneadores, pastadores y animales con dieta mixta. Por consiguiente, el microdesgaste corresponde a un método cuyo objetivo es realizar inferencias sobre la dieta de los taxones actuales y fósiles, e inferir los movimientos mandibulares teniendo en cuenta la orientación y características de las marcas.

Estas estrías son el producto de la abrasión que se produce sobre el esmalte durante las últimas ingestas de alimentos (últimos días o semanas) realizadas por los animales. Este efecto se denomina “efecto de la última cena” (Grine, 1986). Estos microdesgastes son producidas tanto por el alimento como por partículas exógenas ingeridas con él durante la masticación. Respecto al alimento, en el caso de los mamíferos herbívoros, estas trazas son producto de los fitolitos presentes en los vegetales.

Las propiedades más importantes para la formación de la textura del microdesgaste son: tenacidad, dureza y abrasividad. La tenacidad es una medida de "la resistencia a la deformación por debajo de la muesca" (Lucas, 2004), la dureza es "una medida de la resistencia al crecimiento de grietas en un material" (Lucas, 2004) y la abrasividad se refiere a el potencial de causar abrasión o "desgaste mecánico que involucra fractura" (Lucas, 2004), en el que

tanto la dureza como la tenacidad desempeñan un papel importante. Sin embargo, los procesos tafonómicos también pueden dejar otras marcas sobre el esmalte, pero pueden ser distinguidas respecto a las producidas durante la masticación (King et al., 1999).

Las variaciones en las pautas de microdesgaste, en las superficies del esmalte, definen los diferentes patrones alimenticios de diversas especies extintas. Distintos aspectos como el tipo de faceta escogida o el tipo de diente pueden tener una influencia en los resultados y deben ser valorados antes de aplicar el análisis de microdesgaste dental. En resumen, a través de esta técnica se puede inferir cuál fue la dieta del individuo estudiado durante sus últimos días y en qué condiciones se llevó a cabo. Se puede realizar estas inferencias gracias a estudios previos en los que se han observado las microestrías presentes en mamíferos modernos cuya dieta se desconocía (Solounias y Semprebon, 2002).

El microdesgaste también permite caracterizar la dieta de una misma especie según su localización geográfica. Los estudios realizados sobre la dieta de la misma especie en diferentes latitudes permitieron corroborar la plasticidad de ésta. Por ejemplo, con este mismo método se analizaron los patrones de consumo de las familias Camelidae y Antilocapridae, concluyendo que la misma especie podía alimentarse de diferentes recursos dependiendo del área geográfica que ocupara (Semprebon y Rivals, 2007; 2010). También, Rivals y Semprebon (2017) demostraron la importancia de la distribución geográfica del *Rangifer tarandus*, y de cómo la dieta de esta especie podía variar según los recursos disponibles en diferentes latitudes.

Finalmente, para poder comprender mejor la ecología y la evolución de los mamíferos, los *proxies* utilizados para entender la función de una especie deben ser independientes de la forma. Esto es particularmente importante para las especies extintas que poseen una morfología dental que no tiene un análogo moderno (Calandra y Merceron, 2016).

6.2. Historia

Los primeros estudios de microdesgaste se llevaron a cabo en los años 50. Estas primeras publicaciones trataban de comprender los movimientos masticatorios y su vinculación con los patrones característicos del microdesgaste. Para ello se realizaron estudios experimentales tanto en herbívoros como en omnívoros y se aplicaron diferentes técnicas.

En el primer estudio trascendente de microdesgaste, los investigadores examinaron cualitativamente el número de estrías (*scratches*) y depresiones (*pits*) en fotografías tomadas con un microscopio electrónico de barrido 2D de los dientes en *Heterohyrax brucei* y *Procavia capensis johnstoni* (Walker et al., 1978). Muchos más estudios cuantitativos siguieron en la década de 1980. Estos estudios de microdesgaste permitían definir el tipo de dieta en base a las características de las estrías y depresiones. Por ejemplo, en Grine (1981) se determinó diferencias entre los molares de *Australopithecus africanus* y *Paranthropus robustus*. Los primeros se caracterizaban por tener una faceta oclusal con más estrías y los segundos una superficie con más depresiones. Aquellos que se alimentaban con productos más duros y quebradizos como las nueces, tenían una superficie dominada por las depresiones, y aquellos que

consumían productos más blandos y abrasivos como las hojas tenían una superficie dominada por estrías. En Teaforde y Walker (1984), realizaron un análisis utilizando dientes de primates actuales y llegaron a las mismas conclusiones que Grine (1981), añadiendo que la dieta frugívora dejaba un *ratio* intermedio de depresiones y estrías. Ambos estudios fueron realizados con el microscopio electrónico de barrido. Entonces, se hizo evidente que la estandarización era necesaria, ya que los patrones de microdesgaste variaban según los dientes, las facetas, la configuración del microscopio electrónico de barrido y los aumentos (Ungar 2015). Más tarde, se demostró que los patrones de microdesgaste se podían distinguir entre los grupos de alimentación a través de la observación directa bajo un estereomicroscopio a bajo aumento (35 X), lo que sería menos costoso y consumiría menos tiempo (Solounias y Semprebon 2002). El uso del estereomicroscopio para observar el microdesgaste no fue utilizado hasta más adelante. En Semprebon et al., (2004) realizaron el análisis del microdesgaste dental en primates y ungulados, y comprobaron que se podían observar las estrías y depresiones con menos aumentos, además, el análisis resultaba efectivo cuando se trataba de distinguir entre frugívoros, graminívoros y folívoros.

En Merceron et al., (2005), se perfeccionó el método de baja magnificación mediante el uso de un *software* de análisis de imágenes para mejorar la cuantificación y la repetibilidad. Sin embargo, en todos estos estudios, los patrones de microdesgaste se cuantificaron de forma semiautomática, basándose en el reconocimiento de las estrías individuales por un observador. Esto dio lugar a altos errores intra e inter-observadores que podrían sesgar el análisis (DeSantis et al., 2013). Si bien se realizaron algunos

intentos en los años ochenta y noventa, para cuantificar patrones de superficie dental, a partir de imágenes automáticamente bidimensionales (revisado por Ungar et al., 2008), solo el desarrollo de sistemas de adquisición y procesamiento 3D en los últimos 10-15 años ha permitido que las estrías del microdesgaste se cuantifiquen automáticamente. Las características discretas (estrías y depresiones) ya no se identifican ni se cuentan. La textura de toda la superficie se cuantifica como una unidad (Calandra y Merceron, 2016).

6.3. Hallazgos trascendentes del análisis de microdesgaste dental en los proboscídeos

Algunos estudios (por ejemplo, en Semprebon y Rivals, 2007, 2010) han proporcionado nuevas perspectivas sobre el comportamiento y la morfología de la dieta de los mamíferos. Estos autores demostraron lo siguiente: 1) la misma especie puede tener dietas muy diferentes en diferentes ubicaciones geográficas; 2) debido a la variación de la dieta a lo largo del tiempo y el espacio, la altura de la corona y la morfología no siempre son buenos predictores del comportamiento alimentario; y 3) a medida que aumenta la altura de la corona dental en la evolución de linajes de ungulados, la amplitud dietaria a menudo aumenta en lugar de estrecharse y especializarse (Rivals et al., 2010). De esta manera, posteriores estudios mediante el análisis de microdesgaste dental (por ejemplo, Rivals et al., 2012; Rivals et al., 2015) mostraron una alta plasticidad dietaria en proboscídeos extintos (por ejemplo, en *Mammuthus*), los cuales tuvieron una fuerte tendencia hacia una dieta ramoneadora, cuando su dentición está adaptada morfológicamente al

pastoreo. Por otro lado, recientemente en Green et al., (2017) muestran evidencia de variación de texturas en el microdesgaste de acuerdo al consumo de diferentes especies de vegetación arbustiva en mastodontes.

Otro hallazgo importante, dice relación con la separación de nichos. Entre los proboscídeos, este fenómeno ha sido reportado en deinoterios y gonfoterios, y ha ayudado a explicar la coexistencia de mega herbívoros simpátricos durante el Mioceno (Calandra et al., 2008). Las especies simpátricas de proboscídeos también ocurrieron durante el Cuaternario, como el *Mammuthus rumanus* del Pleistoceno temprano o *Mammuthus meridionalis* que se encuentran asociados con *Anancus arvernensis* en algunas localidades de Europa.

Finalmente, recientes estudios muestran que algunas poblaciones de mamuts y mastodontes comieron alimentos con propiedades de textura similares (microdesgaste) a pesar de consumir plantas con valores dispares de isótopos estables (por ejemplo, Smith et al., 2017).

6.4. Método del análisis del microdesgaste dental

El microdesgaste se puede estudiar a partir de diferentes métodos y/o herramientas, como es el uso de diferentes microscopios para analizar las marcas. Uno de ellos es el microscopio electrónico de barrido (Ryan, 1979) o el microscopio confocal que en estudio previos, se ha utilizado intensamente para reconstruir la dieta de homínidos extintos a partir del análisis de las texturas (Ungar et al., 2003). Sin embargo, durante los últimos años se ha extendido el uso del estéreomicroscopio. El análisis a través de este microscopio es más

rápido y económico que los otros métodos (Solounias y Semprebon, 2002). En esta tesis se utilizó el estéreomicroscopio.

Para llevar a cabo el registro del microdesgaste, la observación del material se realiza mediante una serie de moldes de resina. Primero se confeccionan moldes en negativo de los dientes con silicona dental de alta resolución para la zona del esmalte, y de baja resolución para el resto del diente. Así, se puede obtener un recipiente en el cual introducir una resina epoxídica pura y transparente, de esta manera se puede obtener los moldes en positivo (ver apartado Material y Método). Esta metodología, aparte de solventar el problema de la reflexión de la luz sobre la muestra, permite realizar el estudio de la muestra tantas veces como se quiera sin depender del material propiamente dicho (Solounias y Semprebon, 2002). Los moldes transparentes llamados *epoxy* son examinados a 35 x magnificación utilizando mayoritariamente un estéreomicroscopio. En general, el examen del microdesgaste es realizado sobre la segunda banda de esmalte del paracono del molar M2 superior. Los paraconos del M2 son analizados en dientes donde el molar M1-M3 están en oclusión. Bajo la luz del microscopio, los rasgos redondeados (depresiones) y rasgos elongados (estrías) son identificados y contados dentro de un estándar, que consiste en un área cuadrada de 0,4 mm x 0,4 mm (Solounias y Semprebon, 2002).

Se recomienda que un único observador experimentado analice el microdesgaste en los dientes, lo cual ya es suficiente para minimizar el error que se podría incurrir en el análisis (Fraser et al., 2009; Mihlbachler et al., 2012). En Mihlbachler et al., (2012) han demostrado que el error del observador se reduce con el aumento de la experiencia del observador.

El objetivo de contar cuántas depresiones y estrías existen en aquella área, radica en determinar categorías de dietas tales como ramoneador (*browser*) y pastador (*grazer*). Los ramoneadores que generalmente comen fruta, se sitúan entre ramoneadores de hojas (*Leaf Browsers*) y pastadores en términos de números de estrías, y generalmente tienen más depresiones que los ramoneadores de hojas. Los ramoneadores de frutas tienen depresiones más grandes que otros grupos tróficos. Estas depresiones grandes son distintivos de aquellos observados en los ramoneadores de hojas y/o pastadores. Los ramoneadores modernos de hojas, típicamente tienen porcentajes más bajos de grandes depresiones, mientras que los pastadores y los animales que se alimentan de dieta mixta (*mixed feeders*), generalmente tienen porcentajes más altos. Porcentajes muy altos de individuos de ramoneadores de fruta, exhiben grandes depresiones, presumiblemente desde revestimientos de frutas y cubiertas de semillas que contienen fitolitos (Solounias y Semprebon, 2002).

La figura 23 demuestra la utilidad de una gráfica bivariada que describe el número promedio de *scratches* frente al número promedio de depresiones por taxón para los actuales ungulados ramoneadores de hojas, de frutos, y los pastadores, ya que es evidente que no hay solapamiento entre los resultados de microdesgaste entre los pastadores y ramoneadores (estos últimos tienen menos estrías) (Solounias y Semprebon, 2002).

La textura de las estrías pueden ser valoradas cualitativamente, de la siguiente manera: 1) predominantemente finas, 2) predominantemente gruesas, 3) o una mezcla de finas y gruesas. Los modernos ramoneadores tienen predominantemente estrías finas, mientras los pastadores y los que se

alimentan de dieta mixta (*mixed feeders*) tienen menor cantidad de estrías finas.

Una valoración de estrías puede ser obtenida con un valor de 0 en dientes con estrías predominantemente finos, 1 aquellos con mezcla de finos y gruesos, 2 con predominio de estrías gruesos y 3 aquellos con predominio de estrías hiper-gruesos (Semprebon et al., 2016).

La figura 24 muestra que los ramoneadores modernos, dominados por el consumo de hojas, se sitúan como un grupo que tiene un rango entre 0 y 0,46 (poseen mayoritariamente estrías finas); mientras los típicos pastadores tienen un rango desde 0,70–1,67 (tienen pocos estrías finos y más estrías gruesos y no se superponen a los ramoneadores de hojas). Los *mixed feeders* con comportamiento estacional, que consumen hojas y hierbas regionalmente o se solapan con los ramoneadores de hojas y pastadores, poseen un rango desde 0–1,14. Los ramoneadores de frutas exhiben el rango más amplio de las texturas de estrías (0,57–2,29) pero tienen pocas estrías finas que los ramoneadores de hojas (Semprebon, 2002). Los ramoneadores modernos que consumen cantidades significativas de fruta y/o corteza a menudo tienen texturas de estrías distintivamente más amplias que los típicos ramoneadores y pastadores (por ejemplo, estrías hiper-gruesos; Solounias y Semprebon, 2002).

Debido a que los animales modernos *mixed feeders* cambian entre el consumo de hojas y hierbas de forma estacional, o migran de región en región, los resultados de las diferentes texturas de microdesgaste, pueden solaparse con los rasgos de los ramoneadores y pastadores, cuando el promedio de estrías y número promedio de depresiones por taxon son examinados.

Aún así, la mayoría de los resultados del promedio de estrías/depresión en *mixed feeders* caen en el intervalo entre puramente ramoneadores y puramente pastadores. Cuando las distribuciones de estrías brutss, dentro de un taxón son examinadas, distintos subconjuntos de individuos con bajo estrías (fase ramoneador) y alto estrías (fase pastador) son evidentes. También, los ramoneadores de hojas, pastadores y *mixed feeders* muestran patrones distintivos cuando el porcentaje de estrías brutas de un taxón caen dentro de un rango bajo de estrías brutas (por ejemplo, porcentaje de estrías que caen entre 0–17; Fig. 24) (Semprebon y Rivals, 2007).

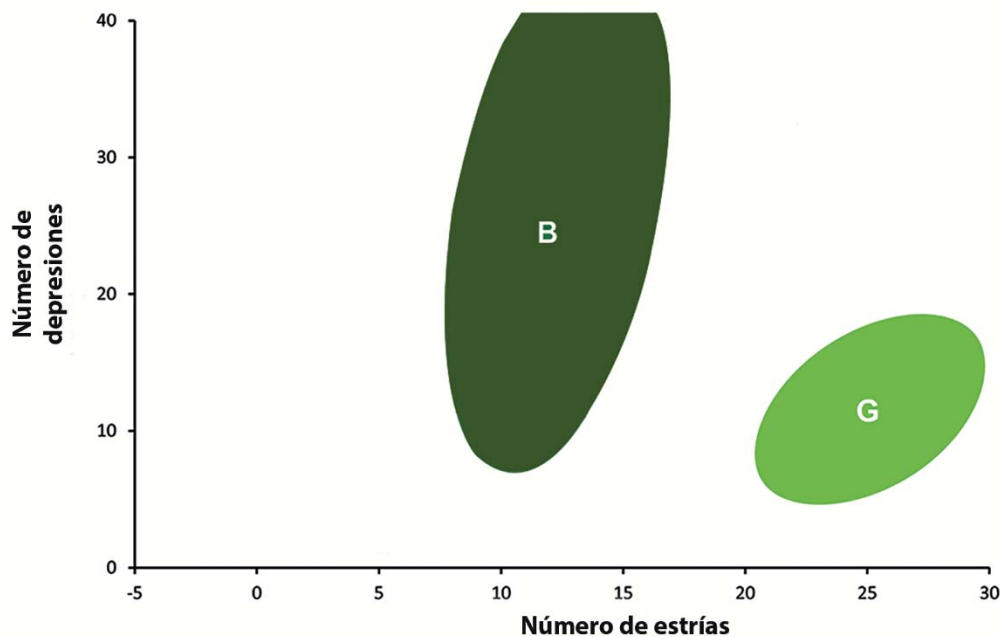


Figura 23. Las elipses de confianza de Gauss ($p = 0,95$). Los centroides indican el rango de los actuales ramoneadores de hojas (B: *browsers*) y pastadores (G: *grazers*)

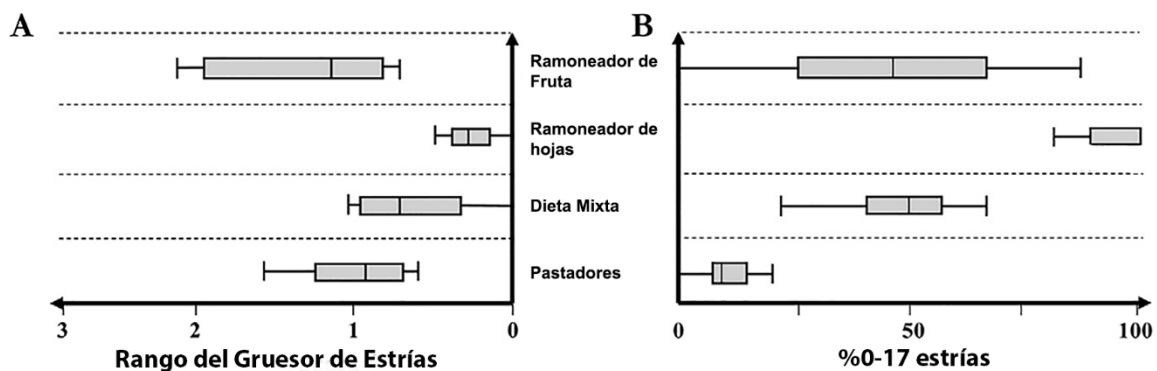


Figura 24. Rangos dietarios respecto al análisis del microdesgaste dental. **A.** Gráfico de caja que muestra el Rango de Grosor de las Estrías (*Scratch Width Score*; SWS) para los ungulados actuales en diferentes grupos tróficos. En cada gráfica, la línea vertical central marca la mediana de la muestra, el 50% central de los valores de rayado se encuentran dentro del rango del cuadro y las barras superior e inferior representan el rango de valores de cero (datos de Semprebon, 2002). **B.** Diagrama de caja, indicando la puntuación de rangos de bajo número de estrías (% de individuos por taxón entre 0-17 estrías). En cada gráfica, la línea vertical central marca la mediana de la muestra (datos de Semprebon, 2002) .

6.5. Descripción de la morfología de los rasgos del microdesgaste dental

Al estudiar el esmalte de los dientes de los mamíferos mediante el análisis del microdesgaste dental, se pueden observar diferentes morfologías que se han atribuido a determinados tipos de comportamiento dietario.

Respecto a las depresiones, los cuales son un rasgo que se define por su forma circular o subcircular y se encuentran de diferentes tamaños. De esta morfología se pueden encontrar las siguientes categorías:

- Depresiones pequeñas (*small pits*): aparecen de color blanco brillante bajo el microscopio y una apariencia regular y circular distinguible.

- Depresiones grandes (*large pits*): son más profundos que las depresiones pequeñas y aparecen de color oscuro. Su tamaño es el doble al compararlos con las depresiones pequeñas y el contorno es menos regular. Son identificables a través del microscopio, ya que reflejan en menor grado la luz, por lo que las depresiones de menor diámetro se aprecian más brillantes. Un porcentaje elevado en la muestra de depresiones grandes suele estar vinculado a la ingesta de fruta y cáscaras de simientes por su contenido en fitolitos, grupo de alimentación ramoneadora diferenciable de otro grupo de especies que se incluiría entre los que solo ingieren hojas (Solounias y Semprebon, 2002; Semprebon et al., 2016).
- Depresiones de circunsferencia irregular (*Gouges*): son más profundos y largos que las depresiones grandes y con los bordes claramente irregulares. Son de mayor tamaño que las depresiones grandes. Menos frecuentes que las anteriormente descritas. Los bordes son irregulares y su diámetro es 2-3 veces superior al de las depresiones grandes. Vinculados a la dieta de pasto o alimentación mixta, presumiblemente por el mayor contenido de sedimento ingerido durante la masticación (Solounias y Semprebon, 2002).
- *Puncture pit*: varían en tamaño; pueden ser tan pequeñas como las depresiones pequeñas, pero también pueden tener un tamaño bastante más grande. La clave para poder identificarlo se encuentra en su gran profundidad, simetría y sus márgenes regulares.

Respecto a las estrías, los cuales son un rasgo que se define por su forma alargada y recta. De esta morfología se pueden encontrar las siguientes categorías:

- Estrías delgadas: las cuales son finas y con poca profundidad.
- Estrías gruesas: son más anchas y relativamente profundas.
- Estrías hipergruesas: son más anchas que las estrías gruesas y tienen un color oscuro.
- Estrías cruzadas (*cross scratches*). Estrías que presentan una dirección diferente de la de la mayoría, cruzando su trazado con respecto a estas últimas como líneas secantes. Suelen ser producto de una masticación de movimientos irregulares producidos durante la ingesta de alimentos como la corteza o las raíces (Solounias y Semprebon, 2002).
- Rango de grosor de las estrías o SWS (*scratch width score*). Se han establecido cuatro categorías en función del grosor de las estrías (Semprebon et al., 2004; Semprebon y Rivals, 2007; Solounias y Semprebon, 2002), numeradas del 0 al 3. SWS 0: esmaltes que presentan únicamente estrías finas; SWS 1: donde predominan sobre las estrías gruesas; SWS 2: con predominio de las estrías gruesas; SWS 3: en que se observan únicamente estrías gruesas. Las estrías más gruesas están relacionadas con especies pacedoras que se alimentan de plantas del tipo C₄, con la ingesta de corteza, con ramoneadores que comen frutos y también con la ingesta de fruta gruesa, con cáscaras de semillas y tallos de plantas; las estrías más finas se relacionan con especies ramoneadoras que se alimenta de hojas y con algunas especies de alimentación mixta, así como con la ingesta de hierbas C₃.

CAPÍTULO 7.

7. ANÁLISIS DE LOS MICROFÓSILES DESDE EL CÁLCULO DENTAL

7.1. Historia del análisis de los fitolitos

Debido a que en este estudio el mayor registro de microfósiles fue en fitolitos, se detallará una breve historia de estos.

Los fitolitos son partículas microscópicas de sílice hidratado de origen vegetal que se forman dentro y entre las células de las plantas, pudiendo presentar una variedad considerable de formas (Piperno, 1988). El origen del estudio de estas partículas silíceas se remonta a 1832, año en que Charles Darwin se dirigía rumbo a las islas de Cabo Verde a bordo del Beagle. Estando a unos 100 km de las islas, Darwin tomó una muestra de las partículas continentales traídas por el viento que se depositaban en cubierta y las envió al investigador alemán Ehrenberg, que distinguió varias formas microscópicas presentes incluyendo partículas a las que denominó “*phytolitaria*”. Estas “piedras de planta” ya habían sido descritas algunos años antes (1835) por el naturalista alemán Struver que las denominó como “corpúsculos silicios”. En 1854 Ehrenberg publicó el libro *Mickrogeologie*, donde propone una primera clasificación de los corpúsculos silíceos de origen vegetal (Brochier, 1999).

Durante mucho tiempo estas partículas se denominaron sencillamente, biolitos, un término general que incluye a todo cuerpo mineralizado producido por sustancias orgánicas en los tejidos orgánicos (Ehrenberg, 1854). Posteriormente fueron denominados fitolitos de ópalo, ópalo sílice opalino, ópalo herbáceo o sílice biogénico (Zurro, 2006). Sin embargo, más allá de la multiplicidad de denominaciones recibida, los fitolitos en un sentido más exacto son biomineralizaciones. En años recientes se ha retornado al término fitolito acotado en los albores del estudio de estas biomineralizaciones, por ser más

adecuado para denominarlas (Zurro, 2006), en tanto expresa de forma directa su origen vegetal.

Desde el descubrimiento y primeras descripciones en 1835 y hasta comienzos del siglo XIX, comenzó a materializarse el estudio de los fitolitos, a esto siguió un enfoque botánico y ecológico desde finales del siglo XIX y gran parte del siglo XX (Piperno, 1988). Los primeros análisis de fitolitos con objetivos arqueológicos se realizan por primera vez a comienzos del siglo XX, en contextos de tipo agrícola (Piperno, 1988). Concretamente, Schellemborg (1908), utilizó esqueletos silíceos para identificar semillas domesticadas procedentes de Kurgan Norte (Turquía). En principio el análisis de fitolitos se suma a las disciplinas que colaboran con la Arqueología como una forma de obtener información en aquellos yacimientos con problemas de conservación. A partir de los '70 gracias al trabajo de Rovner (1971) la aplicación de este tipo de estudios en Arqueología se tornó más sistemática.

7.2. Características y función del análisis de los microfósiles desde el cálculo dental

El cálculo dental corresponde a la placa bacteriana mineralizada, que en vida ha quedado adherida a la superficie de los dientes (Hillson, 1979, 1986, 1996; Lukacs, 1989; Mandel, 1990; Adde y Duarte, 1990; Lieverse, 1999; Charlier et al., 2010; Greene et al., 2005; Hardy et al., 2009; Henry et al., 2010; Jin y Yip, 2002). Está compuesto en alrededor de un 80% por una matriz mineral (Boyadjian, 2012) en tanto el 20% restante, corresponde a compuestos orgánicos propios de la placa dental bacteriana, incluyendo proteínas,

carbohidratos y lípidos (Adde y Duarte, 1990, Lieverse, 1999; Greene et al., 2005,) provenientes de tejidos y bacterias (Adde y Duarte, 1990). A estos restos se adicionan partículas vegetales como fitolitos, fibras, granos de almidón, polen y esporas, entre otras, las que pueden quedar incluidas durante la masticación (Middleton y Rovner, 1994). Todos estos materiales son incorporados a la placa dental (Hardie y Bowden, 1974) que absorbe calcio y fosfato de la saliva, lo que da paso al proceso de mineralización y finalmente a la formación de cálculo dental (Greene et al., 2005).

Los depósitos de cálculo dental generalmente contienen formas cristalinas de fosfato de calcio incluyendo hidroxiapatita, fosfato octacalcio, whitlockita y brushita (Legeros y Shannon, 1979). La presencia y proporción de estas sales puede variar entre especies de mamíferos (Legeros y Shannon, 1979) así como entre individuos (Salazar et al., 2014; Power et al., 2015) puesto que la composición mineral del cálculo dental obedece a la madurez de los depósitos (Driessens y Verbeeck, 1989; Lieverse, 1999).

La naturaleza mineral del cálculo dental, facilita su preservación en contextos arqueológicos y paleontológicos como un depósito relativamente duro adherido a los dientes (Ortner y Putschar, 1995). Un factor fundamental para la formación del cálculo dental es la presencia de saliva (Baer et. al, 1963), lo que asegura la imposibilidad de que otras partículas vegetales se incorporen post-mortem desde el sedimento. Por consiguiente, el cálculo dental es un registro confiable para la recuperación de información dietaria.

El intervalo de tiempo representado en el cálculo dental aún no ha sido aclarado (Power et al., 2015) y por tanto, no puede ser atribuido a un momento concreto de la vida del animal (Salazar et al., 2015; Weber y Price, 2016). Dado

que su formación y acumulación varía de un individuo a otro (Salazar et al., 2014; Power et al., 2015) debido a factores demográficos, sociales e intrínsecos, los depósitos pueden representar desde pocos años hasta incluso décadas (Scott y Poulson, 2012). Aun así, ofrece una señal a largo plazo (Power et al., 2015) que puede entregar información relevante del comportamiento, dieta e historia de vida del taxón estudiado (Power et al., 2015).

Se ha demostrado que el cálculo dental actúa como repositorio de una amplia variedad de materiales orgánicos, incluyendo ADN bacterial, almidones, fitolitos e incluso alcaloides (Eerkens et al., 2018). La recuperación de microfósiles vegetales a partir del cálculo dental ha sido utilizada principalmente para reconstruir la dieta de antiguas poblaciones humanas (Lalueza et al., 1996; Reinhard et al., 2001; Piperno, 2006; Boyadjian et al., 2007; Henry y Piperno, 2008; Hardy et al., 2009; Wesolowski et al., 2010) y sus ancestros evolutivos (Ciochon et al., 1990; Henry et al., 2010; Hardy et al., 2017; Power et al., 2018), fauna extinta (Gobetz y Bozarth, 2001; Gobetz y Green, 2004; Asevedo et al., 2012) así como fauna actual moderna (Armitage, 1975; Middleton y Rovner, 1994; Power et al., 2014; Cordova y Avery, 2017) y prehistórica (Weber y Price, 2016).

Las ventajas del análisis de microfósiles a partir del cálculo dental respecto a otros análisis para la reconstrucción de paleodieta, radican en que i) no es destructivo; ii) entrega información dietaria directa y a largo plazo; incluyendo plantas consumidas, hábitos de alimentación y ambientes de pastoreo iii) y al mismo tiempo contribuye a la reconstrucción del paleoambiente. En este sentido, el análisis de microfósiles en el cálculo dental

es una herramienta valiosa para comprender los modos de vida de los gonfoterios que a finales del Pleistoceno habitaron Chile.

CAPÍTULO 8.

8. MATERIALES

8.1. Isótopos estables

8.1.1. *Notiomastodon platensis*

Se estudiaron los molares correspondientes a 30 sitios localizados entre el gradiente latitudinal entre 31° y 42°S (Fig. 10).

En la tabla 1, se observa el análisis en el bioapatito del esmalte dental de *Notiomastodon platensis* localizada entre los 31° y 42°S. Se analizaron 38 muestras desde el Centro–Norte (31°–36°S). Respecto al Centro–Sur (38°–42°S) se estudiaron 24 muestras.

En la tabla 2, se observan las muestras de colágeno analizadas desde la dentina (raíz dental) de *Notiomastodon platensis* localizada entre los 31° y 42°S. Se analizaron 13 muestras desde el Centro–Norte (31°–36°S). Respecto al Centro–Sur (38°–42°S) se estudiaron 21 muestras.

Muestra	Localidad	Latitud	Molar	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ V-PDB)	$\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ (‰ V-PDB)	$\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ (‰ V-SMOW)	$\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$ (‰ V-SMOW)	$\delta^{18}\text{O}_{\text{am}}$ (‰ V-SMOW)	TMA °C	Vegetación $\delta^{13}\text{C}$ (‰ V-PDB)
SGO. PV.40	Limahuida	31	M3	-11,30	-3,50	27,30	18,25	-5,37	21°C	-27
SGO.PV.40	Illapel	31	M2	-11,51	-3,56	27,23	18,18	-5,44	20°C	-27
SGO.PV.267	Quereo	31	m3	-10,80	-5,03	25,72	16,70	-7,02	16°C	-27
SGO.PV.262	Quereo	31	M3	-10,65	-4,31	26,46	18,37	-5,24	21°C	-26
SGO.PV.8	Tierras Blancas	33	M2	-14,80	-6,91	23,78	18,33	-5,28	21°C	-31
SGO.PV.235	Tierras Blancas	33	M3	-12,10	-2,80	28,02	18,95	-4,62	23°C	-28
El Trebal III	La Rinconada	33	M3	-11,35	-7,50	23,17	14,94	-8,89	11°C	-27
El Trebal I	La Rinconada	33	M3	-10,28	-10,41	20,17	12,24	-11,76	3°C	-26
Museo Fonck	Quilpué	33	M3 2I	-10,47	-1,17	29,7	20,6	-2,87	28°C	-26
Museo Fonck	Quilpué	33	M2 1I	-9,1	-1,09	29,78	20,68	-2,78	27,5	-25
MUSA1690	Río Rapel	33	M3	-13,37	-1,18	29,69	20,59	-2,88	27	-29
Museo Valparaíso	Casablanca	33	M3	-9,07	0,62	30,26	21,5	-1,91	30	-25
MUSA1637	Navidad	33	M3/m3	-10,4	-2,84	27,98	18,92	-4,65	22°C	-26

MUSA0354a	Algarrobo	33	M3/m3	-11,81	-2,42	28,41	19,34	-4,21	23,5	-27
SGO.PV.47a	Tagua Tagua	34	M3	-11,6	-3,90	26,88	17,84	-5,80	19°C	-27
SGO.PV.47a	Tagua Tagua	34	M3/m3	-12,47	-5,13	25,62	16,60	-7,12	16°C	-28
SGO.PV.47j	Tagua Tagua	34	M3	-12,8	-4,00	26,78	17,74	-5,91	19°C	-29
SGO.PV.13a	Tagua Tagua	34	M3	-13,30	-6,06	24,66	20,04	-3,46	26°C	-29
SGO.PV.13a	Tagua Tagua	34	M3	-12,41	-2,76	28,06	19,00	-4,57	23°C	-28
SGO.PV.47c	Tagua Tagua	34	M3	-3,99	-1,81	29,04	20,10	-3,40	26°C	-20
SGO.PV.47c	Tagua Tagua	34	M3/m3	-4,07	-2,29	28,54	19,46	-4,08	24°C	-20
SGO.PV.46	Tagua Tagua	34	m3	-11,68	-4,96	25,79	16,77	-6,94	16°C	-27
SGO.PV.47f	Tagua Tagua	34	M3/m3	-11,79	-4,39	26,38	17,35	-6,32	18°C	-27
SGO.PV.668	Tagua Tagua	34	Dp2?	-14,25	-8,48	22,16	13,21	-10,73	6°C	-30
SGO.PV.686	Tagua Tagua	34	juvenil	-13,43	-6,37	24,34	15,35	-8,56	12°C	-29
SGO.PV.60	Tagua Tagua	34	juvenil	-11,54	-5,07	25,68	16,66	-7,06	16°C	-27
SGO.PV.47k	Tagua Tagua	34	M2/m2	-11,97	-4,62	26,14	17,11	-6,58	17°C	-28
SGO.PV.TT2 A	Tagua Tagua	34	M2/m2	-11,71	-3,45	27,35	18,30	-5,26	21°C	-27
SGO.PV.48a	Tagua Tagua	34	M1/m1	-12,61	-6,94	23,75	14,77	-9,07	10°C	-28
SGO.PV.TT2 B	Tagua Tagua	34	M3/m3	-7,56	-12,44	18,08	9,21	-14,98	-6	-23
SGO.PV.1b	Tagua Tagua	34	M1/m1	-12,66	-4,75	26,01	16,98	-6,78	17°C	-28
SGO.PV.1d	Tagua Tagua	34	M2/m2	-11,68	-3,67	27,12	18,07	-5,56	20°C	-27
SGO.PV.256	Tagua Tagua	34	M3/m3	-11,55	-3,43	27,37	18,32	-5,29	19°C	27
SGO.PV.55	Parral	36	M3/m3	-11,12	-3,54	27,25	18,20	-5,42	20°C	-27
SGO.PV.17a	Parral	36	M3	-12,50	-4,70	26,06	17,03	-6,67	17°C	-28
SGO.PV.15	Parral	36	M3/m3	-11,42	-4,16	26,62	17,58	-6,08	18°C	-27
SGO.PV.15	Parral	36	M3	-12,00	-3,90	26,88	17,84	-5,80	19°C	-28
SGO.PV.17	Parral	36	M3	-13,58	-3,95	26,83	18,74	-4,85	22°C	-29
MRA2462	Alto de Boroa	38	M3	-12,90	-5,20	25,54	16,52	-7,21	16°C	-29
MRA2461	Alto de Boroa	38	M3	-13,84	-4,91	25,84	16,82	-6,89	16°C	-29
UACH PV MA 1	Máfil	39	m2	-12,86	-4,96	25,79	16,49	-7,24	15°C	-29
UACH PV MA 1	Máfil	39	M3	-13,45	-5,39	25,35	16,34	-7,40	15°C	-29
UACH PV TR 18	El Trébol	39	M3	-	-	-	16,62	-7,10	16°C	
UACH PV CHA 01	Chan Chan	39	M3	-11,71	-3,83	26,96	17,92	-5,72	19°C	-27
UACH PV CHO 01	Choroico	40	M3	-14,41	-5,47	25,27	17,08	-6,61	17°C	-30
UACH PV LP 13	La Plata	40	m2	-15,23	-5,37	25,38	16,69	-7,03	15°C	-31
UACH PV LP 14	La Plata	40	m2	-14,73	-5,84	24,88	15,58	-8,21	12°C	-31
UACH PV LP 15	La Plata	40	m2	-14,67	-6,04	24,68	15,26	-8,55	12°C	-30
SGO.PV.44	Río Bueno	40	M3	-12,70	-5,18	25,56	16,84	-6,87	16°C	-28
SGO.PV.44	Río Bueno	40	M3	-13,10	-4,60	26,16	17,13	-6,56	16°C	-29
SGO.PV.43	San Pablo	40	M3	-13,90	-3,90	26,88	17,84	-5,80	19°C	-30

MHMOP/NO 9	Nochaco	40	Indet.	-12,66	-5,00	25,75	16,74	-6,97	16°C	-28
MHMOP/N11	Nochaco	40	M3	-13,18	-6,18	24,53	15,53	-8,26	13°C	-29
MHMOP/H12	Huilma	40	Indet.	-12,11	-5,03	25,72	16,70	-7,02	16°C	-28
MHMOP/628 a	Pilauco	40	M2	-13,73	-2,43	28,40	19,33	-4,22	23°C	-29
MHMOP/627 a	Pilauco	40	M2	-13,34	-4,54	26,22	17,19	-6,5	17°C	-29
UACH PV FR 22	Frutillar	41	Indet.	-13,33	-5,27	25,48	16,66	-7,06	16°C	-29
MHAMM A02137	Monte Verde	41	M3	-13,12	-5,20	25,54	16,52	-7,21	15°C	-29
MHAMM A02156	Monte Verde	41	m3	-13,68	-5,21	25,53	16,51	-7,22	15°C	-29
MHAMM A02177	Monte Verde	41	M3	-12,02	-7,17	23,51	14,53	-9,32	9°C	-28
MMC 5	Castro	42	M3	-13,64	-5,69	25,04	16,03	-7,73	14°C	-29
MMC 6	Castro	42	m3	-13,20	-5,21	25,53	16,51	-7,22	16°C	-29

Tabla 1. Se observa las muestras estudiadas de *Notiomastodon platensis* en Chile Central (31°–42°S) mediante el análisis del bioapatito desde el esmalte dental. Además, los valores isotópicos obtenidos y otros valores calculados que se desprenden de su análisis. TMA: Temperatura Media Anual; $\delta^{18}\text{O}_{\text{am}}$: ^{18}O en el agua meteórica; Vegetación $\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB): valor de la estimación de las plantas consumidas.

Muestra	Sitio	Latitud	Molar	$\delta^{13}\text{C}$ (‰) colágeno	$\delta^{15}\text{N}$ (‰) colágeno	C:N	$\delta^{13}\text{C}$ (‰) Fraccionamiento Trófico	$\delta^{15}\text{N}$ (‰) Fraccionamiento Trófico
SGO.PV.26 7	Quereo	31	m3	-19,24	14,22	3,2	-24,24	11,22
Museo Fonck	Quilpué	33	M3 2I	-21,67	8,00	3,2	-26,67	5
Museo Fonck	Quilpué	33	M2 1I	-21,60	7,61	3,1	-26,6	4,61
Museo Valparaíso	Casablanca	33	M3	-21,48	9,56	3,2	-26,48	6,56
SGO.PV.4 7h	Tagua Tagua	34	M2/m2	-22,33	7,16	3,1	-27,43	4,16
SGO PV.1E	Tagua Tagua	34	M3	-21,05	8,27	3,1	-26,05	5,27
SGO.PV.4 7G	Tagua Tagua	34	M3/m3	-22,73	7,74	3,1	-27,73	4,74
SGO.PV.4 7b	Tagua Tagua	34	M3/m3	-22,29	7,14	3,2	-27,29	4,14
SGO.PV.4 7a	Tagua Tagua	34	M3/m3	-22,19	7,77	3,2	-27,19	4,77
SGO.PV.4 7j	Tagua Tagua	34	M3	-22,65	8,00	3,1	-27,65	5
SGO.PV.4 7f	Tagua Tagua	34	M3/m3	-22,67	7,96	3,1	-27,67	4,96
SGO.PV.4 7k	Tagua Tagua	34	M2/m2	-22,54	7,82	3,2	-27,54	4,82
SGO.PV.2 56	Tagua Tagua	34	M3/m3	-21,59	8,40	3,1	-26,59	5,4
MRA2462	Alto de Boroa	38	M3	-22,13	1,52	3,1	-27,2	-1,48

UACH PV MA 1	Máfil	39	m2	-23,04	2,19	3,1	-28,04	-0,81
UACH PV CHA 01	Chan Chan	39	M3	-21,92	3,73	2,9	-26,92	0,73
UACH PV CHA 01	Chan Chan	40	M3	-21,85	3,57	2,7	-26,85	0,57
UACH PV CHO 01	Choroico	40	M3	-23,58	6,32	2,8	-28,58	3,32
UACH PV LP 13	La Plata	40	m2	-23,92	2,29	3,4	-28,92	-0,71
UACH PV LP 14	La Plata	40	m2	-23,45	2,98	3,0	-28,45	-0,02
UACH PV LP 15	La Plata	40	m2	-23,33	2,23	3,2	-28,33	-0,77
SGO.PV.4 4	Río Bueno	40	M3	-22,99	6,91	3,1	-27,99	3,91
SGO.PV.4 3	San Pablo	40	M3	-23,00	5,78	3,2	-28	2,78
GEOUAC h116	Caracol	40	Root	-22,94	7,46	3,2	-27,94	4,46
MHMOP/ MU/3B	Mulpulmo	40	Root	-21,43	3,37	2,9	-26,43	0,37
MHMOP/ MU/5	Mulpulmo	40	M2/m2	-23,05	4,08	3,2	-28,05	1,08
MHMOP/ MU/6	Mulpulmo	40	M3 root	-22,38	5,21	2,9	-27,38	2,21
MHMOP/ N11	Nochaco	40	M3	-22,09	4,61	3,2	-27,09	1,61
MHMOPI/ 628a	Pilauco	40	M2	-21,7	8,5	2,5	-26,7	5,5
MHMOPI/ 16	Pilauco	40	M2	-22,86	6,46	2,8	-27,86	3,46
MHAMM A02137	Monte Verde	41	M3	-23,27	1,36	3,2	-28,27	-1,64
MHAMM A02156	Monte Verde	41	m3	-23,32	1,72	3,1	-28,32	-1,28
MHAMM A02177	Monte Verde	41	M3	-23,29	1,79	3,4	-28,29	-1,21
MMC 5	Castro	42	M3	-22,26	2,66	3,0	-27,26	-0,34

Tabla 2. Se observa las muestras estudiadas de *Notiomastodon platensis* en Chile Central (31°–42°S) mediante el análisis del colágeno desde la raíz dental. Además, los valores isotópicos obtenidos y otros valores calculados que se desprenden de su análisis.

8.1.2. Megafauna del sitio Pilauco

En la tabla 1, se muestran los valores isotópicos desde el bioapatito de *Notiomastodon platensis*.

En la tabla 3 se muestran los valores isotópicos en el bioapatito de *Equus andium* (équido) y cf. *Hemiauchenia paradoxa* (camélido). Se analizaron 6 muestras.

En la tabla 4, se muestran los valores isotópicos en el colágeno (dentina y hueso) de los taxones *Notiomastodon platensis*, *Equus andium*, *Xenarthra* indet. (xenartro) y cf. *Hemiauchenia paradoxa*. En total se analizaron 48 muestras de la megafauna de este sitio.

Muestra	Taxón	Sitio	Material	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB)	Vegetación $\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB)	$\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ (‰ VPDB)	$\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ (‰ VSMOW)	$\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$ (‰ VSMOW)	$\delta^{18}\text{O}_{\text{am}}$ (‰ VSMOW)	TMA °C
MHMOP /PI /69	<i>E. andium</i>	Pilauco 40°S	Incisivo	-14,79	-30,4	-3,31	27,49	18,44	-5,17	20°C
MHMOP /PI/67	<i>E. andium</i>	Pilauco 40°S	Molar superior	-14,71	-30,3	-5,41	25,33	16,32	-7,42	15°C
MHMOP /PI /63	<i>E. andium</i>	Pilauco 40°S	Molar inferior	-14,13	-30	-4,27	26,51	17,47	-6,20	18°C
MHMOP /PI/ 66	<i>E. andium</i>	Pilauco 40°S	Molar superior	-13,91	-30	-3,09	27,72	18,66	-4,93	21°C
MHMOP /PI /71A	<i>E. andium</i>	Pilauco 40°S	Incisivo	-12,80	-28,4	-3,57	27,23	17,55	-6,11	18°C
MHMOP /PI /501	<i>H. paradoxa</i>	Pilauco 40°S	Indet.	-11,93	-28	-2,46	28,37	17,43	-6,24	18°C

Tabla 3. Valores del bioapatito en el esmalte dental de la megafauna del Sitio Pilauco. TMA: Temperatura Media Anual; $\delta^{18}\text{O}_{\text{am}}$: ^{18}O en el agua meteórica; Vegetación $\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB): valor de la estimación de las plantas consumidas.

Muestra	Taxón	Material	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰ AIR)	C:N	Vegetación $\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB)	Vegetación $\delta^{15}\text{N}$ (‰ AIR)	Referencias
MHMOP/P1/16	<i>N. platensis</i>	Coxal	-22,8	5,7	3,1	-27,8	2,7	Este estudio
MHMOP/P1/593	<i>N. platensis</i>	Defensa	-22,9	5,9	3,4	-27,9	2,9	Este estudio
MHMOP/P1/469	<i>N. platensis</i>	Fíbula	-23,4	4,9	3,1	-28,4	1,9	Este estudio
MHMOP/P1/654	<i>N. platensis</i>	Costilla	-23,2	6,6	3,3	-28,2	3,6	Este estudio
MHMOP/P1/451	<i>N. platensis</i>	Defensa	-23	5,3	3,2	-28	2,3	Este estudio
MHMOP/PI/615	<i>N. platensis</i>	Costilla	-23,2	7,3	3,2	-28,2	4,3	Este estudio
MHMOP/PI/451	<i>N. platensis</i>	Defensa	-22,9	7,5	3,1	-27,9	4,4	Este estudio

MHMOP/PI/616	<i>N. platensis</i>	Costilla	-23	6,7	3,2	-28	4,7	Este estudio
MHMOP/PI/624	<i>N. platensis</i>	Costilla	-23,3	6,9	3,0	-28,3	3,9	Este estudio
MHMOP/PI/5	<i>N. platensis</i>	Vértebra	-22,8	9,2	3,3	-27,8	6,2	Este estudio
MHMOP/P1/628	<i>N. platensis</i>	Raíz	-21,7	8,5	2,5	-26,7	5,8	Este estudio
GEOUACH 93	<i>N. platensis</i>	Fíbula	-22	6,8	2,5	-27	3,8	Este estudio
GEOUACH 97	<i>N. platensis</i>	Costilla	-22	7,1	2,5	-27	4,1	Este estudio
GEOUACH 98	<i>N. platensis</i>	Costilla	-22	6,6	2,6	-27	3,6	Este estudio
GEOUACH 94	<i>N. platensis</i>	Vértebra	-22,1	6,9	2,5	-27,1	3,9	Este estudio
MHMOP/PI/614	<i>N. platensis</i>	Tibia derecha	-23,2	6,5	2,9	-28,2	3,5	Este estudio
MHMOP/PI/630A	<i>N. platensis</i>	Cráneo	-22,9	7,2	2,9	-27,9	4,2	Este estudio
MHMOP/PI/630C	<i>N. platensis</i>	Cráneo	-22,9	7,2	2,8	-27,9	4,2	Este estudio
GEOUACH 90	<i>N. platensis</i>	Cráneo	-22,1	7,2	2,6	-27,1	4,2	Este estudio
MHMOP/PI/639	<i>N. platensis</i>	Fíbula	-22,9	6,5	2,9	-27,9	3,5	Este estudio
MHMOP/PI/630B	<i>N. platensis</i>	Cráneo	-22,8	7,5	2,8	-27,8	4,5	Este estudio
MHMOP/PI/632B	<i>N. platensis</i>	Vértebra torácica	-25	6,6	3,6	-30	3,6	Este estudio
MHMOP/PI/632A	<i>N. platensis</i>	Vértebra torácica	-23,4	6,5	2,8	-28,4	3,5	Este estudio
MHMOP/PI/16	<i>N. platensis</i>	Raíz m2	-22,8	6,4	2,8	-27,8	3,4	Este estudio
MHMOP/PI/19	<i>N. platensis</i>	Proceso transverso	-23,7	7,6	3,3	-28,7	4,6	Este estudio
MHMOP/PI/64	<i>H. paradoxa</i>	Raíz	-22,2	5,2	3,1	-27,2	2,2	Este estudio
MHMOP/PI/602	<i>H. paradoxa</i>	Escapula izquierda	-21,7	5,7	2,8	-26,7	2,7	Este estudio
MHMOP/PI/501	<i>H. paradoxa</i>	Raíz	-23,5	4,9	2,8	-28,5	1,9	Este estudio
MHMOP/PI/603	Camelidae indet.	Tibia	-21,7	7,1	3,2	-26,7	4,1	Este estudio
MHMOP/P1/601	<i>H. paradoxa</i>	Coxal	-21,3	5,7	3,1	-26,3	2,7	Este estudio
MHMOP/PI/18A	Xenarthra indet.	Osteodermo	-21,4	4,3	2,8	-26,4	1,3	Este estudio
MHMOP/P1/510	Xenarthra indet.	Osteodermo	-21,8	8,1	3,3	-26,8	5,1	Este estudio
MHMOP/PI/673	Xenarthra indet.	Osteodermo	-22	7,3	3,2	-27	4,3	Este estudio
MHMOP/PI/71A	<i>E. andium</i>	Raíz incisivo	-20,7	4,4	3,5	-25,7	1,4	Este estudio
Indet.	<i>E. andium</i>	Vértebra	-21,1	3,9	3,2	-26,1	0,9	This Study

Indet.	<i>E. andium</i>	Radio	-21,6	8,7	3,3	-26,6	5,7	Este estudio
Indet.	<i>E. andium</i>	Tibia	-21,8	8	3,2	-26,8	5	Este estudio
MHMOP/P1/643	<i>E. andium</i>	Vértebra	-22,2	5,8	3,2	-27,2	2,8	Este estudio
MHMOP/PI/13	<i>E. andium</i>	Costilla	-22	6,1	3,2	-27	3,1	Este estudio
MHMOP/P1/307	<i>E. andium</i>	Costilla	-20,9	5,5	3,2	-25,9	2,5	Este estudio
MHMOP/P1/644	<i>E. andium</i>	Radio	-21,6	5,9	3,2	-26,6	2,9	Este estudio
MHMOP/PI/69	<i>E. andium</i>	Raíz incisivo	-22,8	4,1	3,6	-27,8	1,1	Este estudio
MHMOP/PI/635A	<i>E. andium</i>	Hemimandíbula	-22,3	3,6	2,8	-27,3	0,6	Este estudio
MHMOP/PI/636A	<i>E. andium</i>	Astrágalo	-21,8	3,1	3,6	-26,8	0,1	Este estudio
MHMOP/PI/636B	<i>E. andium</i>	Astrágalo	-22,2	3,3	3,2	-27,2	0,3	Este estudio
MHMOP/PI/635C	<i>E. andium</i>	Hemimandíbula	-22	3,7	2,8	-27	0,7	Este estudio
MHMOP/PI/544	<i>E. andium</i>	Escapula derecha	-22,2	4,9	2,9	-27,2	1,9	Este estudio
GEOUACH 92	<i>E. andium</i>	Tibia	-20,8	6,0	2,6	-25,8	3,0	Este estudio

Tabla 4. Valores isotópicos del colágeno en la megafauna del sitio Pilauco. Vegetación $\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB): valor de la estimación de las plantas consumidas.

8.1.3. Fauna Moderna

En la tabla 5, se muestran los valores isotópicos en colágeno de especímenes actuales de la especie de ciervo *Pudu puda* (Fig. 25). Se analizaron 8 muestras.

Las 8 muestras corresponden a individuos juveniles o subadultos del ciervo *Pudu puda*. Se tomaron muestras de *Pudu puda* en el Instituto de Anatomía,

Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Austral de Chile. Los especímenes fueron obtenidos en el Centro de Rehabilitación de Fauna Silvestre (CEREFAS; Valdivia, Chile). Los especímenes estaban congelados (esqueleto y tejido blando), por tanto, se tuvo que realizar un procedimiento de disección para obtener las muestras.

Para evitar el sesgo en los valores isotópicos, nos aseguramos de que los especímenes no se vean afectados por la influencia de la leche materna. El

Muestra	Taxón	Sitio	Latitud	Material	$\delta^{13}\text{C}$ (‰, VPDB)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰, AIR)	C:N	Vegetación $\delta^{13}\text{C}$ (‰, VPDB)	Vegetación $\delta^{15}\text{N}$ (‰, AIR)
16051	<i>Pudu puda</i>	Panguipulli	39°38 'S	Fémur	-25,4	4,2	3,0	-30,4	1,2
16094	<i>Pudu puda</i>	Valdivia	39°49 'S	Fémur	-24,9	3,2	3,2	-29,9	0,2
16097	<i>Pudu puda</i>	Río Bueno	40°20 'S	Fémur	-25,4	-1,6	3,3	-30,4	-4,6
16043	<i>Pudu puda</i>	Panguipulli	39°38 'S	Fémur	-26,1	3,7	3,1	-31,1	0,7
16143	<i>Pudu puda</i>	Los Lagos	39°51 'S	Fémur	-26,2	5	3,2	-31,2	2
16139	<i>Pudu puda</i>	Futroneo	40°07 'S	Fémur	-23,8	4,9	3,2	-28,8	1,9
no data	<i>Pudu puda</i>	Máfil	39°39 'S	Pezuña	-26,7	4,3	3,5	-31,7	1,3
16130	<i>Pudu puda</i>	Rucatrehuea	39°45 'S	Fémur	-24,3	1,3	3,2	-29,3	-1,6

Tabla 5. Valores isotópicos en el colágeno desde la especie *Pudu puda* (ciervo actual).

cervatillo se alimenta de leche hasta el mes de vida, y la transición a la dieta herbívora se completa a los 3 meses. Además, los especímenes presentaron la coloración típica de una piel adulta (por ejemplo, Hershkovitz, 1982). Además, debido a que diferentes elementos anatómicos pueden mostrar diferentes valores isotópicos, se seleccionó un único tipo de elemento anatómico en *Pudu puda* (fémur).

Estudios previos han sugerido que la megafauna de la Nordpatagonia Occidental de Chile habitó en sitios relativamente boscosos (Sánchez et al.,

2004; González-Guarda et al., 2017), por consiguiente, debido a que el ciervo *Pudu puda* es un fuerte indicador de bosque de dosel cerrado (por ejemplo, Meir y Merino, 2007), se ha seleccionado este ciervo para comparar sus valores isotópicos con la megafauna de Pilauco. De esta manera, podríamos interpretar el grado de ambiente forestado bajo el cual habitaba la megafauna.



Figura 25. Individuo juvenil de un ciervo de la especie *Pudu puda*.

8.1.4. Vegetación

Un total de 41 muestras de especies de plantas fueron colectadas desde 3 áreas de estudio que comprendieron el sitio ubicado en la Cordillera de la Costa, Depresión Central y la Cordillera de los Andes (Fig. 26). En la Tabla 6, se observan las muestras de las especies de plantas C_3 que se obtuvieron desde estas tres localidades.

Muestras		Sitio	Taxón	Hábito	División	% N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰, Air)	% C	$\delta^{13}\text{C}$ (‰, PDB)
1	PO 1	Parque Oncol	<i>Aristotelia chilensis</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	1,8	-1	41	-33,3
2	PO 2	Parque Oncol	<i>Gevuina avellana</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	0,7	2,5	41,2	-35,8
3	PO 3	Parque Oncol	<i>Caldcluvia paniculata</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	1,2	1,3	43,9	-34,9
4	PO 4	Parque Oncol	<i>Amomyrtus luma</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	0,6	2,9	35,6	-33,8
5	PO 5	Parque Oncol	<i>Fuchsia magellanica</i>	Arbusto	Dicotiledóneas	1,8	1,8	37,6	-34,3
6	PO 6	Parque Oncol	<i>Chusquea quila</i>	Arbusto	Dicotiledóneas	1,6	3,5	39,8	-35,5
7	PO 7	Parque Oncol	<i>Eucryphia cordifolia</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	0,6	0,4	44,5	-34,1
8	PO 8	Parque Oncol	<i>Luma chequen</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	1	2,6	42,6	-37,9
9	PO 9	Parque Oncol	<i>Lophosoria quadripinnata</i>	Helecho	Briófitas	2,1	-2,6	44,6	-31,7
10	PO 10	Parque Oncol	<i>Laureliopsis philippiana</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	1,7	-2,7	44	-32,3
11	PO 11	Parque Oncol	<i>Tepualia stipularis</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	0,9	-4,3	45,5	-35,4
12	PO 12	Parque Oncol	<i>Weymouthia mollis</i>	Musgo	Briófitas	0,9	-5	37,9	-33,8
13	PO 13	Parque Oncol	<i>Weymouthia cochlerifolia</i>	Musgo	Briófitas	0,9	-3,6	38,2	-35,8
14	PO 14	Parque Oncol	<i>Hymenodontopsis mnioides</i>	Musgo	Briófitas	1	-3,5	39,5	-34,8
15	PO 15	Parque Oncol	<i>Dendrologotric hum dendroides</i>	Musgo	Briófitas	0,4	-2,1	40,1	-31,8
16	PO 16	Parque Oncol	<i>Breutelia dumosa</i>	Musgo	Briófitas	0,6	-1,9	38,9	-30,9
17	PO 17	Parque Oncol	<i>Plagiochila</i> sp.	Hepática	Hepatofitas	0,5	-3,2	41,1	-34,9
18	PO 18	Parque Oncol	<i>Balantiopsis</i> sp.	Hepática	Hepatofitas	0,5	-4,1	37,3	-34,8
19	PO 19	Parque Oncol	<i>Hepática</i> sp.	Hepática	Hepatofitas	0,5	-3,3	35,4	-34,5
20	PO 20	Parque Oncol	<i>Pseudocyphellaria</i> sp.	Liquen	micofitos	3	1	40,8	-38,1
21	PO 21	Parque Oncol	<i>Stereocaulon ramulosum</i>	Liquen	micofitos	0,7	-0,5	38,9	-27,8
22	RH 1	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Aristotelia chilensis</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	1,8	0,5	39	-40,2
23	RH 2	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Gevuina avellana</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	0,8	0,3	41,3	-36,9
24	RH 3	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Caldcluvia paniculata</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	1,1	-9,9	40,6	-36,9
25	RH 4	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Amomyrtus luma</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	0,7	-6,3	42,3	-36,4
26	RH 5	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Fuchsia magellanica</i>	Arbusto	Dicotiledóneas	1,5	2,1	37,4	-39,5
27	RH 6a	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Chusquea quila adulta</i>	Arbusto	Monocotiledóneas	1,6	-2,8	37,4	-36,2
28	RH 6b	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Chusquea quila brinzal</i>	Arbusto	Monocotiledóneas	1,7	-3	33,8	-39
29	RH 7	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Lomatia dentata</i>	Arbusto	Dicotiledóneas	0,5	0,6	37,7	-35,8
30	RH 8	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Weymouthia mollis</i>	Musgo	Briófitas	1	-6,6	35,5	-32,2

31	RH 9	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Weymouthia cochlerifolia</i>	Musgo	Briófitas	0,6	-4,3	37,1	-30,4
32	RH 10	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Hymenodontopsis mnioides</i>	Musgo	Briófitas	0,7	-7,6	37	-33,4
33	RH 11	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Radula</i> sp.	Hepática	Hepatofitos	0,9	-8,3	38,9	-34,4
34	RH 12	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Leiomitra</i> sp.	Hepática	Hepatofitos	1	-3,6	30	-31,8
35	RH 13	Reserva Biologica Huilo Huilo	<i>Pseudocypella</i> sp.	Liquén	Micofitos	2,9	-2	41,4	-37,9
36	DI 1	Depresion Intermedia Pichirropulli	<i>Aristotelia chilensis</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	2,5	-0,6	40,9	-33
37	DI 2	Depresion Intermedia Pichirropulli	<i>Gevuina avellana</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	1,1	3,4	44	-29,9
38	DI 3	Depresion Intermedia Pichirropulli	<i>Calceolaria paniculata</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	1,6	-4,9	40,7	-34,6
39	DI 4	Depresion Intermedia Pichirropulli	<i>Amomyrtus meli</i>	Arbórea	Dicotiledóneas	0,9	-2,1	43,8	-31,8
40	DI 5	Depresion Intermedia Pichirropulli	<i>Fuchsia magellanica</i>	Arbusto	Dicotiledóneas	2,1	-1,8	40,8	-34,2
41	DI 6	Depresion Intermedia Pichirropulli	<i>Chusquea quila</i>	Arbusto	Monocotiledóneas	2,1	-1,7	37,4	-31,6

Tabla 6. Valores isotópicos de la vegetación moderna analizada.





Figura 26. Áreas de estudio, donde se colectó la vegetación para el análisis de isótopos estables. **A.** Parque Oncol (Cordillera de la Costa). **B.** Pichirropulli (Depresión Central) y **C.** Reserva Biológica Huilo Huilo (Cordillera de los Andes).

8.2. Análisis del microdesgaste dental

En la tabla 7, se indican la procedencia (15 localidades) y el tipo de pieza dental de los 35 molares analizados para el microdesgaste dental.

Muestra	Molar	Sitio/Latitud
SGO.PV.267	M3	Quereo, 31°S
SGO.PV.22	M3	Lagunillas, 33°S
SGO.PV.28	Indet.	Algarrobo, 33°S
MUSA1690	M3	Río Rapel, 33°S
MHNV (ncn)	M2/m2	Casablanca, 33°S
SGO.PV.47h	M2/m2	Tagua Tagua, 34°S
SGO PV.1E	M3	Tagua Tagua, 34°S
SGO PV 47i	M3/m3	Tagua Tagua, 34°S
SGO.PV.47a	M3/m3	Tagua Tagua, 34°S
SGO.PV.47b	M3/m3	Tagua Tagua, 34°S
SGO.PV.47j	M3	Tagua Tagua, 34°S
SGO.PV.13a	M3	Tagua Tagua, 34°S
SGO.PV.47c	M3/m3	Tagua Tagua, 34°S
SGO.PV.46a	M3/m3	Tagua Tagua, 34°S
SGO.PV.46b	M3/m3	Tagua Tagua, 34°S
SGO.PV.47f	M3/m3	Tagua Tagua, 34°S
SGO.PV.47k	M2/m2	Tagua Tagua, 34°S
SGO.PV.48a	M1/m1	Tagua Tagua, 34°S
SGO.PV.256	M3/m3	Tagua Tagua, 34°S
SGO.PV.47l	M3/m3	Tagua Tagua, 34°S
SGO.PV.55	M3/m3	Parral, 36°S
SGO.PV.15a	M3/m3	Parral, 36°S
SGO.PV.15b	M3/m3	Parral, 36°S
MRA2462	M3	Alto de Boroa, 38°S
MRA2461	M3	Alto de Boroa, 38°S
UACH PV MA 1	m2	Máfil, 39°S
UACH PV LP 13	m2	La Plata, 40°S
MHMOP/MU/3B	Indet.	Mulpulmo, 40°S
MHMOP/MU/5	M2/m2	Mulpulmo, 40°S
MHMOPI/628	M2	Pilauco, 40°S
MHMOPI/627	M2	Pilauco, 40°S
UACH PV FR 22	Indet.	Frutillar, 41°S

MHAMM A02156	m3	Monte Verde, 41°S
MMC 5	M3	Castro, 42°S
MMC 6	m3	Castro, 42°S

Tabla 7. Se muestran los datos correspondientes a los 35 molares analizados, procedentes de 15 localidades.

8.3. Análisis de los microfósiles desde el cálculo dental

En la tabla 8, se observan 28 molares analizados, correspondientes a 13 localidades.

Localidades y latitud	Muestra	Molar
Quereo, 31°S	SGO PV 267	m3
Illapel, 31°S	SGO PV 40	M2
Lagunillas, 33°S	SGO PV 22	M3
Algarrobo	MUSA354a	Indet.
Algarrobo	MUSA354b	Indet.
Casablanca, 33°S	MNHV (ncn)	M2/m2
Tagua – Tagua, 34°S	SGO PV 47a	M3
	SGO PV 47b	M3/m3
	SGO PV 47c	M3/m3
	SGO PV 47f	M3/m3
	SGO PV 47g	M3/m3
	SGO PV 47h	M2/m2
	SGO PV 47i	M3/m3
	SGO PV 47j	M3
	SGO PV 47k	M2/m2
	SGO PV 47l	M3/m3
	SGO PV 256	M3/m3
Parral, 36°S	SGO PV 15 ^a	M3/m3
Chan Chan, 39°S	UACH PV CHA 01	M3
El Trébol, 39°S	UACH PV TR 1	m3

	UACH PV TR 18	m3
Choroico, 40°S	UACHPVCHO01	M3
San Pablo de Tramalhue, 40°S	SGO PV 43	M3
La Plata, Futrono, 40°S	UACH PV LP 13	m2
	UACH PV LP 14	m2
	UACH PV LP 15	m2
	UACH PV LP 16	m2
Rio Bueno, 40°S	SGO PV 44	M3

Tabla 8. Se muestran los datos de los 28 molares analizados, procedentes de 13 localidades.

8.4. Dataciones radiocarbónicas

Se obtuvieron 24 dataciones. Todas las dataciones han sido calibradas utilizando Calib 7.02 (Stuiver y Reimer 1986-2014) y la curva de calibración SH-cal13 (Hogg et al., 2013).

La tabla 9 se muestran las dataciones obtenidas en este estudio. Adicionalmente, se muestran otras dataciones publicadas en estudios previos.

Código de laboratorio	Muestras	Sitio	Material	Taxón	¹⁴ C	Media calibrada	Cal (2σ rango, años cal A.P)	Referencias
AA81810	GEOUA CH55	Pilauco	Molar	<i>E. andium</i>	11.457 ± 140	13.260	13.026–13.557	Pino et al., (2013)
UCIAMS1 01670	GEOUA CH67a	Pilauco	Costilla	<i>N. plantensis</i>	12.725 ± 40	15.108	14.865–15.278	Pino et al., (2016)
UCIAMS1 01830	GEOUA CH67b	Pilauco	Costilla	<i>N. platensis</i>	12.760 ± 50	15.153	14.911–15.330	Pino et al., (2016)
UCIAMS1 01831	GEOUA CH70	Pilauco	Cráneo	<i>N. platensis</i>	13.220 ± 60	15.835	15.608–16.065	Pino et al., (2016)
TO11477	GEOUA CH15	Pilauco	Hueso	<i>N. platensis</i>	12.540 ± 90	14.697	14.232–15.107	Pino et al., (2016)

UCIAMS1 01832	GEOUA CH78a	Pilauco	Osteodermo	Xenarthra indet.	13.165 ± 55	15.754	15.490– 16.001	Pino et al., (2016)
UCIAMS1 02087	GEOUA CH78b	Pilauco	Osteodermo	Xenarthra indet.	13.220 ± 40	15.836	15.659– 16.029	Pino et al., (2016)
BLAB 86 KOH XAD	GEOUA Ch96	Pilauco	Tibia	<i>H. paradoxa</i>	11.320 ± 90	13.143	12.940– 13.325	Este estudio
PRI-15- 03-61	nd	Monte Verde I	Hueso	Indet.	11.959 ± 33	13.739	13.926– 13.932	Dillehay et al., (2015)
BETA-40- 35-45	nd	Monte Verde I	Hueso	Indet.	12.350 ± 40	14.246	14.064– 14.590	Dillehay et al., (2015)
BETA-37- 38-89	nd	Monte Verde I	Hueso	Indet.	16.000 ± 60	19.252	19.028– 19.482	Dillehay et al., (2015)
BLAB 116 KOH XAD	GEOUA Ch126	Monte Verde I	Hueso	<i>N. platensis</i>	13.420 ± 120	16.092	15.734– 16.460	Este estudio
TX-3760	TX-3760	Monte Verde II	Hueso	<i>N. platensis</i>	13.860 ± 200	14.395	13.316– 14.433	Dillehay and Pino (1989)
OXA-105	OXA- 105	Monte Verde II	Defensa	<i>N. platensis</i>	12.250 ± 200	14.427	13.274– 14.744	Dillehay and Pino, (1989)
B-Lab 250 KOH XAD	SGO.PV 44	Rio Bueno	Raíz	<i>N. platensis</i>	11.090 ± 70	12.910	13.434– 13.751	Este estudio
B-Lab 228 KOH XAD	SGO.PV 43	San Pablo	Raíz	<i>N. platensis</i>	11.380 ± 70	13.188	13.064– 13.317	Este estudio
nd	nd	Mulpulm o	Defensa	<i>N. platensis</i>	18.700 ± 900	20.610	18.362– 22.727	Heusser (1966)
nd	nd	Nochaco	Defensa	<i>N. platensis</i>	16.150 ± 750	17.537	15.808– 19.398	Heusser (1966)
CAMS 175732 ^a	SGO.PV .267	Quereo	Molar, raíz, colágeno	<i>N. platensis</i>	10.970 ± 70	12.799	12.703– 12.982	Este estudio
PSUAMS 2429 ^a	SGO.PV .256	Tagua Tagua	Molar, raíz, colágeno	<i>N. platensis</i>	11.750 ± 60	13.527	13.424– 13.717	Este estudio
CAMS 175743 ^a	SGO.PV .47k	Tagua Tagua	Molar, raíz, colágeno	<i>N. platensis</i>	12.260 ± 80	14.123	13.805– 14.524	Este estudio
PSUAMS 2430 ^a	MRA246 2	Alto de Boroa	Molar, raíz, colágeno	<i>N. platensis</i>	11.875 ± 50	13.655	13.545– 13.770	Este estudio
CAMS 175749 ^a	UACH PV MA 1	Máfil	Molar, raíz, colágeno	<i>N. platensis</i>	11.790 ± 80	13.575	13.434– 13.751	Este estudio
UCI 101833 ^b	GEOUA Ch/P/80	El Trébol	Molar, raíz	<i>N. platensis</i>	28.760 ± 390	32.752	31.657– 33.661	Este estudio
PSUAMS 2423 ^a	UACH PV CHA 01	Chan Chan	Molar, colágeno	<i>N. platensis</i>	10.250 ± 45	11.890	11.745– 12.050	Este estudio
PSUAMS 2422 ^a	UACH PV CHO 01	Choroic o	Molar, colágeno	<i>N. platensis</i>	11.345 ± 45	13.154	13.070– 13.264	Este estudio
PSUAMS 2425 ^a	indet.	Mulpulm o	Molar, colágeno	<i>N. platensis</i>	19.550 ± 130	23.499	19.550– 23.086	Este estudio
PSUAMS 2424 ^a	indet.	Nochaco	Molar, raíz colágeno	<i>N. platensis</i>	17.130 ± 90	20.612	17.130– 20.339	Este estudio
PSUAMS 2415 ^a	MHMOP I/628	Pilauco	Molar, raíz colágeno	<i>N. platensis</i>	13.240 ± 60	15.861	13.240– 15.644	Este estudio
PSUAMS 2426 ^a	MMC 5	Castro, Chiloé	Molar, raíz colágeno	<i>N. platensis</i>	13.270 ± 60	15.900	13.270– 15.685	Este estudio
UCI 102088 ^b	GEOUA Ch 81	La Plata	Molar, raíz	<i>N. platensis</i>	12.315 ± 40	14185	14.021– 14.463	Este estudio
PSUAMS2 416	GEOUA CH 90	Pilauco	Cráneo	<i>N. platensis</i>	13.040 ± 60	15.547	15.292– 15785	Este estudio

PSUAMS2 417	GEOUA CH 92	Pilauco	Hueso	<i>Equus andium</i>	12.035 ± 50	13.848	13.726– 14.026	Este estudio
PSUAMS2 418	GEOUA CH 93	Pilauco	Fíbula	<i>N. platensis</i>	13.210 ± 60	15.821	15.587– 16.056	Este estudio
PSUAMS2 419	GEOUA CH 94	Pilauco	Vértebra	<i>N. platensis</i>	13.260 ± 70	15.886	15.587– 16.056	Este estudio
PSUAMS2 420	GEOUA CH 97	Pilauco	Costilla	<i>N. platensis</i>	13.240 ± 60	15.861	13.240– 15.644	Este estudio
PSUAMS2 421	GEOUA CH 98	Pilauco	Costilla	<i>N. platensis</i>	13.135 ± 50	15.706	15.426– 15.942	Este estudio
AA109501	GEOUA CH132	Los Notros	Defensa	<i>N. platensis</i>	13.585 ± 81	16.310	16.048– 16.614	Este estudio

Tabla 9. Se muestran las dataciones de radiocarbono de la megafauna obtenidas del colágeno óseo y usando AMS. Todas las dataciones han sido calibradas a años calendario utilizando el software Calib 7.0.4 y la curva de calibración del hemisferio sur SH13. Se usaron diferentes pretratamientos de colágeno óseo: ^a XAD, ^b Ultrafiltración. Instituciones: SGO.PV, Museo Nacional de Historia Natural; MRA, Museo Regional de la Araucanía; UACH PV, Universidad Austral de Chile, Paleontología de Vertebrados; MHMO, Museo Histórico Municipal de Osorno; MMC, Museo Municipal de Castro; GEOUACH, Geología Universidad Austral de Chile; CAMS, center for accelerator mass spectrometry in Lawrence Livermore National laboratories, California; PSUAMS, Human Paleoecology and Isotope Geochemistry Lab of the Pennsylvania State University; UCI, Keck Carbon Cycle AMS Facility, Earth System Science Dept, Univ. California – Irvine; AA, NSF Arizona AMS Laboratory.

CAPÍTULO 9

9. MÉTODOS

9.1. Nivel de análisis de la investigación

En sentido estricto, el nivel de análisis del presente estudio se basa en el “nivel organismos”. De esta manera, en principio, los efectos de los resultados del análisis de los gonfoterios son aplicables solamente a la autoecología del grupo de estudio. Sin embargo, tal como hemos indicado en el capítulo 1, debido a que los gonfoterios son considerados modeladores ecológicos, por este motivo, en esta investigación también se han realizado inferencias respecto a los niveles poblacionales, comunitarios, ecosistémicos y ambientales.

9.2. Escala temporal de la dieta y de los *proxies* dietarios

La escala temporal de la dieta está definida por dos componentes: grano y extensión. El grano temporal, es la resolución en la cual un *proxy* puede detectar cambios en la dieta, por ejemplo, al observar un mamífero justo en el instante (en segundos o minutos) en el cual su dieta cambia de arbustos a hierbas. Obviamente, en este estudio no se puede abarcar el grano temporal con ese nivel de resolución; por ejemplo, al utilizar los isótopos estables en el colágeno óseo – que se incorporan muy lentamente – solo podríamos observar un cambio de dieta después de años o décadas.

En relación a la extensión temporal, esta se puede pensar de dos maneras: la extensión del *proxy* y extensión del organismo. La extensión del *proxy* es el lapso de tiempo durante el cual un *proxy* podría utilizarse para registrar la dieta.

Los isótopos estables registrados en el esmalte dental, se ha interpretado que contienen información dietaria del orden de 100 millones de años sin alteración diagenética significativa (Koch, 2007), tienen una extensión de *proxy* muy amplia, y son útiles para inferir dietas desde tiempos muy remotos (Kimura et al., 2013) hasta la actualidad (Cerling et al., 2008).

Algunos *proxies*, como el contenido fecal, pueden ser muy informativos en casos de fósiles excepcionales, pero en general tienen extensiones cortas de cientos de años o menos tiempo. Las longitudes del grano temporal y la extensión del *proxy* generalmente están correlacionadas, pero los valores atípicos como el microdesgaste dental pueden registrar cambios semanales en la dieta en un mamífero que vivió hace millones de años (Teaford y Oyen, 1989).

La extensión del organismo, es el período de tiempo dentro de la vida de un organismo que un *proxy* puede registrar la información de la dieta. Los molares solo registrarán una señal isotópica, durante los meses durante los cuales se están formando (antes de volverse metabólicamente inertes), por tanto, es probable que representen la dieta durante el estadio juvenil de aquellos mamíferos que tienen un reemplazo dental limitado (Hoppe et al., 2004). En el caso de los gonfoterios, debido a que los proboscídeos tienen dientes de reemplazo horizontal (Mothé et al., 2010), los *proxies* podrían indicar una señal autoecológica diferente en cada uno de los molares que se reemplazan a lo largo de toda la ontogenia. Además, como los juveniles consumen leche materna durante la formación del dp3 y dp4, se han observado valores mayores de la $\delta^{15}\text{N}$ que los molares o los huesos que se desarrollaron durante la edad adulta (Bocherens, 2003). Por esta razón, para

evitar este sesgo, en esta investigación se seleccionó principalmente los molares que se desarrollaron durante la edad adulta (es decir, M2 / m2; M3 / m3).

Sin embargo, en el caso del análisis del microdesgaste dental, debido a que los patrones del microdesgaste en los dientes se van reemplazando rápida y continuamente, este *proxy* solo registra la dieta durante los últimos días o semanas que un mamífero está vivo (Teaford y Oyen, 1989).

9.3. Preguntas de la investigación

1) *¿Qué correspondencia existe entre cada una de las interpretaciones que han proporcionado los proxies utilizados en esta investigación?*

En sentido estricto, el análisis del microdesgaste dental y el análisis de los microfósiles del cálculo dental son capaces de determinar la dieta; en términos de diferenciar un comportamiento ramoneador y pastador, y el análisis de los isótopos estables interpreta el ambiente y clima. Sin embargo, los isótopos estables pueden diferenciar con gran precisión entre la dieta caracterizada por una vía fotosintética C₃ versus la dieta caracterizada por una vía fotosintética C₄. Aunque pueden también delimitar rangos de ambientes C₃ en términos de pastizales y ambientes más forestados.

De esta manera, se intentó aplicar los tres *proxies* a cada molar del registro fósil de los gonfoterios de Chile localizados entre los 31°S y 42°S. Particularmente, respecto al análisis del microdesgaste dental y al análisis de

los microfósiles del cálculo dental, no se pudo analizar todos los molares desde estos *proxies*, ya que algunos presentaron alteración tafonómica.

2) *¿Qué correspondencia existe entre las interpretaciones procedentes de los proxies utilizados en este estudio y aquellos utilizados en estudios previos (por ejemplo, polen, alquenones y glaciares)?*

Básicamente, se realizó un estudio bibliográfico de la información paleoclimática y paleoambiental del Pleistoceno Superior de Chile y se comparó con los resultados de esta tesis. Además, se complementó con dataciones radiocarbónicas provenientes desde la literatura y de fechados desde este estudio.

De estas preguntas principales, secundariamente se han derivado las siguientes preguntas:

1) *¿Qué implicancias paleoclimáticas y paleoambientales poseen los datos presentados en esta investigación?*

Debido a que existen ecuaciones que posibilitan el cálculo de algunas magnitudes climáticas a partir del registro fósil de los mamíferos, se pudo obtener las temperaturas y precipitaciones medias anuales.

2) *¿Existe alguna relación entre los valores isotópicos de los gonfoterios y otros herbívoros fósiles de Chile?*

Como existe una escasez de fechados radiocarbónicos para los mamíferos fósiles del Pleistoceno Superior de Chile, solamente se analizó la megafauna registrada en el sitio Pilauco, ya que este sitio posee el registro cronológico más robusto de los sitios del Pleistoceno chileno localizados entre los 31°–42°S.

3) *¿Qué relación existe entre los datos de isótopos estables obtenidos desde la megafauna fósil, la moderna vegetación y la fauna actual de Chile?*

Con el objetivo de observar las diferencias y semejanzas entre los datos isotópicos obtenidos desde los fósiles del Pleistoceno Superior de Chile, la vegetación y fauna actual, se seleccionó un área de estudio específico. El área corresponde a la Región de Los Ríos (XIV Región) en la cual se estudió el ciervo actual *Pudu puda* y la vegetación potencialmente consumida por esta especie de herbívoro. La misma vegetación se colectó desde tres localidades distintas (Cordillera de la Costa, Depresión Central y Cordillera de Los Andes).

4) *¿Existe una diferencia significativa entre la autoecología de los gonfoterios de Chile y aquellos que habitaron otras localidades de América del Sur?*

Respecto a los isótopos estables, se comparó principalmente con los valores isotópicos del bioapatito publicados en escasas investigaciones (por ejemplo, Sánchez et al., 2004; Domingo et al., 2012) acerca de los gonfoterios registrados en otras partes de América del Sur. Hasta donde tengo

conocimiento, no existen datos isotópicos desde el colágeno en gonfoterios de América del Sur, por tanto, no es posible comparar nuestros resultados.

Respecto al análisis del microdesgaste y análisis de los microfósiles desde el cálculo dental, solo fue posible comparar los resultados de la presente tesis con el estudio de Asevedo et al., (2012), solamente desde una localidad en Brasil.

9.4. Análisis de los isotópos estables

9.4.1. Bioapatito

El esmalte es separado con la ayuda de brocas estáticas con impregnaciones de tungsteno o adiamantadas. Se utilizó un taladro de mano rotatorio con una punta de diamante punzón dental, para recuperar el esmalte dental desde un área del diente lo más amplia posible para evitar el sesgo estacional relacionado con el momento de la mineralización. Uno de los principales objetivos del tratamiento es la eliminación de aquellos agentes exógenos o propios de la muestra que puedan oscurecer o imposibilitar la determinación química. Para el caso de la $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$, el objetivo es eliminar los carbonatos añadidos a la muestra, ya sean de origen orgánico e inorgánico

Se muestrearon de cinco a seis miligramos de esmalte dental para los análisis de la $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ del bioapatito. Los resultados de isótopos estables se informan en la notación $\delta^{\text{H}}\text{X}_{\text{muestra}} = [(R_{\text{muestra}} - R_{\text{estándar}}) / R_{\text{estándar}}] \times 1000$, donde X es el elemento, H es la masa del isótopo raro y pesado, y $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$, ${}^{18}\text{O}/{}^{16}\text{O}$ o ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$. Los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ se expresan en el estándar Vienna Dee

Belemnite (V-PDB), aunque los valores de la $\delta^{18}\text{O}$ también se dan en términos de la norma V-SMOW (*Standard Standard Ocean Water*), de modo que los valores V-PDB pueden convertirse en V-SMOW aplicando la siguiente fórmula:

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{SMOW}} = (1.0309 \times \delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}) + 30.909.$$

Los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$, en el bioapatito, fueron medidos en el *Service de Spectrométrie de Masse Isotopique du Muséum National Histoire Naturelle* (SSMIM-MNHN) en Paris, (France). Se trataron las muestras siguiendo procedimientos descritos en Tornero et al., (2013). Las muestras que pesaban 4,5–7 mg fueron tratadas químicamente siguiendo protocolos originalmente propuestos por Lee-Thorp y van der Merwe (1987), y modificados por Koch et al., (1997), y Balasse et al., (2002). Las muestras de polvo se trataron durante 4 h con ácido acético 0,1 M [CH_3COOH] (0,1 ml de solución / 0,1 mg de muestra), se enjuagaron varias veces con agua destilada, secadas a 70°C y se liofilizaron. Debido a que se sabe que el pretratamiento induce un cambio en los valores de la $\delta^{18}\text{O}$ (Koch et al., 1997; Balasse et al., 2012; Frémondeau et al., 2012), se verificó la pérdida de peso de la muestra durante el pretratamiento para garantizar condiciones de reacción similares. Se introdujeron muestras secas que pesaban ~ 600 microgramos en un dispositivo Kiel IV conectado a un espectrómetro de masas de relación de isótopos Delta V Advantage (IRMS). Todas las muestras se midieron en dos series analíticas diferentes. La precisión de las mediciones se verificaron utilizando un estándar interno de laboratorio de carbonato de calcio (Marbre LM normalized to NBS 19). Durante el período de análisis, un total de 16 muestras de Marbre LM dio un valor medio en la $\delta^{13}\text{C}$ de $+2,09 \pm 0,037\text{‰}$ (1σ) (valor esperado $+2,13\text{‰}$) y un valor en la $\delta^{18}\text{O}$ de $-1,92 \pm 0,071\text{‰}$ (1σ) (valor esperado $-1,83\text{‰}$).

En este estudio consideramos un valor de $-6,5\text{‰}$, aceptado para el Pleistoceno Superior (Tippie et al., 2010). Por lo tanto, los rangos que consideraremos para clasificar la vegetación, según los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{esmalte}}$, después de la corrección para la discriminación trófica (Cerling y Harris, 1999) son: 1) bosque de dosel cerrado, $-20,5$ to $-14,5\text{‰}$; 2) un ambiente húmedo que va desde áreas arboladas a áreas de hierbas C_3 , $-14,5$ a $-9,5\text{‰}$; 3) un ambiente árido que va desde áreas arboladas a áreas de hierbas C_3 , $-9,5$ a $-6,5\text{‰}$; 4) áreas abiertas de hierbas $\text{C}_3\text{--C}_4$, $-6,5\text{‰}$ a $-1,5\text{‰}$; y 5) solo áreas de hierbas C_4 , $-1,5\text{‰}$ a $+6,5\text{‰}$ (Domingo et al., 2012, 2013, 2016, 2017).

Para calcular las Temperaturas Medias Anuales (TAM), primero estimamos el valor de $\delta^{18}\text{O}_{\text{agua meteórica}}$ ingerido por los gonfoterios usando sus valores de $\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$ en el esmalte, y posteriormente, aplicamos la regresión lineal $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$ establecida para sus parientes más cercanos: los elefantes modernos. Tal ecuación se seleccionó suponiendo que no hay diferencias significativas en el factor de fraccionamiento entre $\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$ y $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ de los gonfoterios extintos y elefantes vivos.

Las siguientes ecuaciones fueron utilizadas:

(1) Équidos: $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica (VSMOW)}} = (\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4 \text{ (VSMOW)}} - 22,6)/0,77$ (Delgado-Huertas et al., 1995)

(2) Gonfoterios: $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica (VSMOW)}} = (\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4 \text{ (VSMOW)}} - 23,3)/0,94$ (Ayliffe et al., 1992)

(3) Ruminantes: $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica (VSMOW)}} = (\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4 \text{ (VSMOW)}} - 25,53)/1,13$ (D'Angela and Longinelli, 1990).

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica (VSMOW)}} = (\delta^{18}\text{O}_{\text{PO4 (VSMOW)}} - 23,3)/0,94 \text{ (Ayliffe et al., 1992).}$$

Para calcular la TMA, se utilizó una ecuación lineal entre los valores de la TMA y la $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$: $\text{TMA (}^{\circ}\text{C)} = \delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica (V-SMOW)}} + 12,68/0,36$ ($R^2 = 0,72$) (Rozansky et al., 1993). Esta ecuación fue seleccionada porque utiliza datos de todas las estaciones meteorológicas alrededor del mundo; por tanto, todos los regímenes climáticos existentes están representados dentro de él. A partir de los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ del bioapatito, la moderna vegetación equivalente se calculó utilizando la siguiente ecuación:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{vegetación}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{hojas}} + (\delta^{13}\text{C}_{\text{atmósfera-modernaCO2}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{atmósfera-antiguaCO2}}), \text{ donde la}$$

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{vegetación}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{diente}} - 14,1\text{‰} \text{ (Cerling y Harris, 1999), } \delta^{13}\text{C}_{\text{atmósfera-modernaCO2}} \text{ es}$$

$$-8\text{‰} \text{ y } \delta^{13}\text{C}_{\text{atmósfera-antiguaCO2}} \text{ es } -6,5\text{‰} \text{ (Pleistoceno Superior) (Tipple et al., 2010).}$$

Para calcular la Precipitación Media Anual (PMA), se calculó utilizando la siguiente ecuación:

$$\delta^{13}\text{C (‰, V-PDB)} = -10,29 + 1,90 \times 10^{-4} \text{ Altitud (m)} - 5,61 \log_{10} (\text{PMA} + 300; \text{ mm/años}) - 0,0124 \text{ Abs (latitud, }^{\circ}\text{)} \text{ (Kohn, 2010).}$$

9.4.2. Colágeno

Una vez seleccionados los restos óseos y la dentina, éstos fueron sometidos a diferentes procedimientos previos a la medición isotópica. El

objetivo de éstos, es conseguir extraer el colágeno del tejido óseo verificando criterios de nula contaminación y preservación original de la señal. Para ello un pequeño fragmento del hueso ha sido cuidadosamente cortado con una herramienta llamada Dremmel equipado con una broca de fibra de carbono. Una vez obtenido el fragmento se ha procedido a la limpieza de este con tal de eliminar restos de sedimentos u otros posibles contaminantes. Este proceso se realiza con la misma herramienta, pero equipada, en este caso, con una broca de tungsteno y por abrasión (Fig 27: A y B).

El fragmento óseo extraído ha sido molturado con el molturador *IKA A10 basic* y separado en dos fracciones. Por un lado, la fracción fina de <355 y por otro la fracción gruesa de >355 . El procedimiento prosigue con la fracción gruesa (Fig 27; C y D). El proceso de extracción de colágeno se realiza en tres etapas distintas y tiene una duración aproximada de 3 días. El protocolo que se ha seguido se basa en la propuesta de Longin (1971), posteriormente modificada por Bocherens et al., (1997). A continuación, se describen los pasos fundamentales seguidos: en la primera jornada preparamos y rotulamos recipientes bickers de 50 mL para cada una de las muestras. En cada bicker se introducen 0,3 gr de la fracción gruesa de la muestra correspondiente y la tratamos con 20 ml de ácido clorhídrico (1M) durante 20 min en una placa de agitación. Posteriormente se filtra la muestra en un filtro de columna y se eliminan los restos de ácido. La muestra se recupera con una espátula y la colocamos en 15 ml de hidróxido de sodio (0,125 M) en los recipientes de vidrio. Finalmente, tapamos los bickers con parafilm y se dejan reposar 20 horas (Fig. 28: A, B, C y D). En la segunda jornada preparamos tubos *pyrex* y los numeramos como hicimos el primer día. Volvemos a filtrar y a enjuagar las

muestras en la columna de filtro y las recogemos con la espátula para ponerlas en los tubos *pyrex* los cuales ya estaban cubiertos de ácido clorhídrico (0,1 M) y pH 2-3. Para finalizar el proceso del segundo día, dejamos los mismos tubos durante 17 horas a 100° en el horno del laboratorio (Fig. 28: E y F). En la última jornada se recogió las muestras del horno y mientras se atemperan, se preparó los viales de plástico con tapón. Estos viales se pesaron (con tapón incluido) y se anotó su peso. Después se filtró la muestra de los tubos *pyrex* colocando el vial de plástico en el interior del filtro. En esta fase no se pesó mucha agua, ya que no interesa que quede agua en la muestra. Con este último filtrado se finalizó los 3 pasos y la muestra ya está lista para ser liofilizada. La obtención de la muestra como el posterior tratamiento, se han llevado a cabo en el laboratorio Biomolecular del Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES), en Tarragona (Fig. 28: G y H). La liofilización de las muestras se ha llevado a cabo en el Institut Català d'Investigació Química (ICIQ), Tarragona.

Una vez liofilizadas las muestras son pesadas y encapsuladas. Este paso se llevó a cabo en el Institut de Ciència i Tecnologia Ambiental (ICTA), Bellaterra, Barcelona. En cada una de las cápsulas de estaño (SANTIS, analytical) se pesó aproximadamente 0,3 mg. Los porcillos con las muestras quedan almacenadas en unidades Dry-Keeper hasta ser medidas en el EA-IRMS. La medición isotópica de los ratios $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ se han realizado en el Laboratori d'Anàlisi d'Isòtops Estables (LAIE) de la Universidad Autónoma de Barcelona (UAB), bajo supervisión técnica de Pau Comes. Para ello, se ha utilizado un analizador elemental Flash HT con un reactor simple para la determinación simultánea de la $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. El interfaz Finnigan

ConFlo-III- permite conectar el analizador elemental al espectrómetro de masas de isotopos estables. Esta interfaz utiliza un sistema de dilución de gases, que compensa las diferentes cantidades de Carbono, Nitrógeno, Oxígeno e Hidrogeno en la muestra orgánica (Fig. 29). Los ratios elementales C/N fueron calculados como ratios atómicos. El estándar utilizado para la $\delta^{13}\text{C}$ fue Viena PeeDee Belemnite (V-PDB), y el estándar para la $\delta^{15}\text{N}$ fue N_2 (AIR).

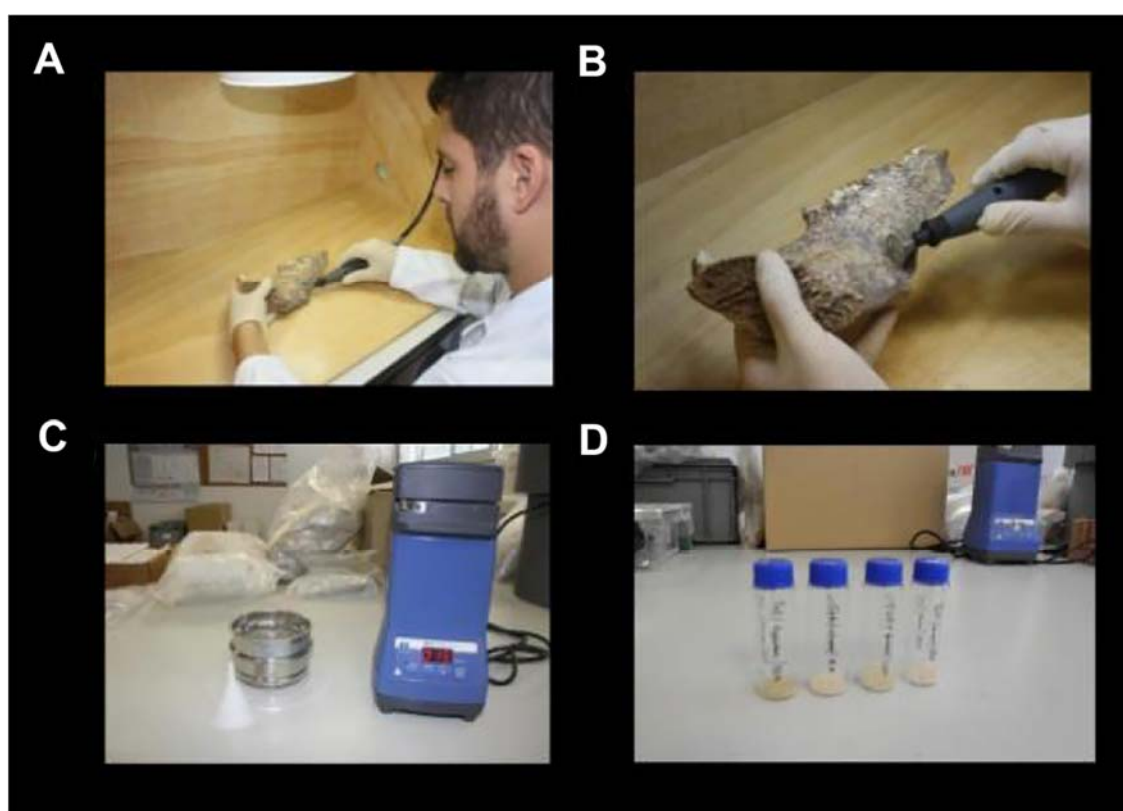


Figura 27. Procedimiento mecánico para la obtención de la muestra que posteriormente será tratada químicamente durante el análisis del colágeno. **A** y **B**: corte del hueso con el Dremmel; **C**: morturador con el que se consiguen las diferentes fracciones que después se analizaran; **D**: muestras reservadas y divididas en fracción fina y gruesa (Modificado de Ramírez, 2017).

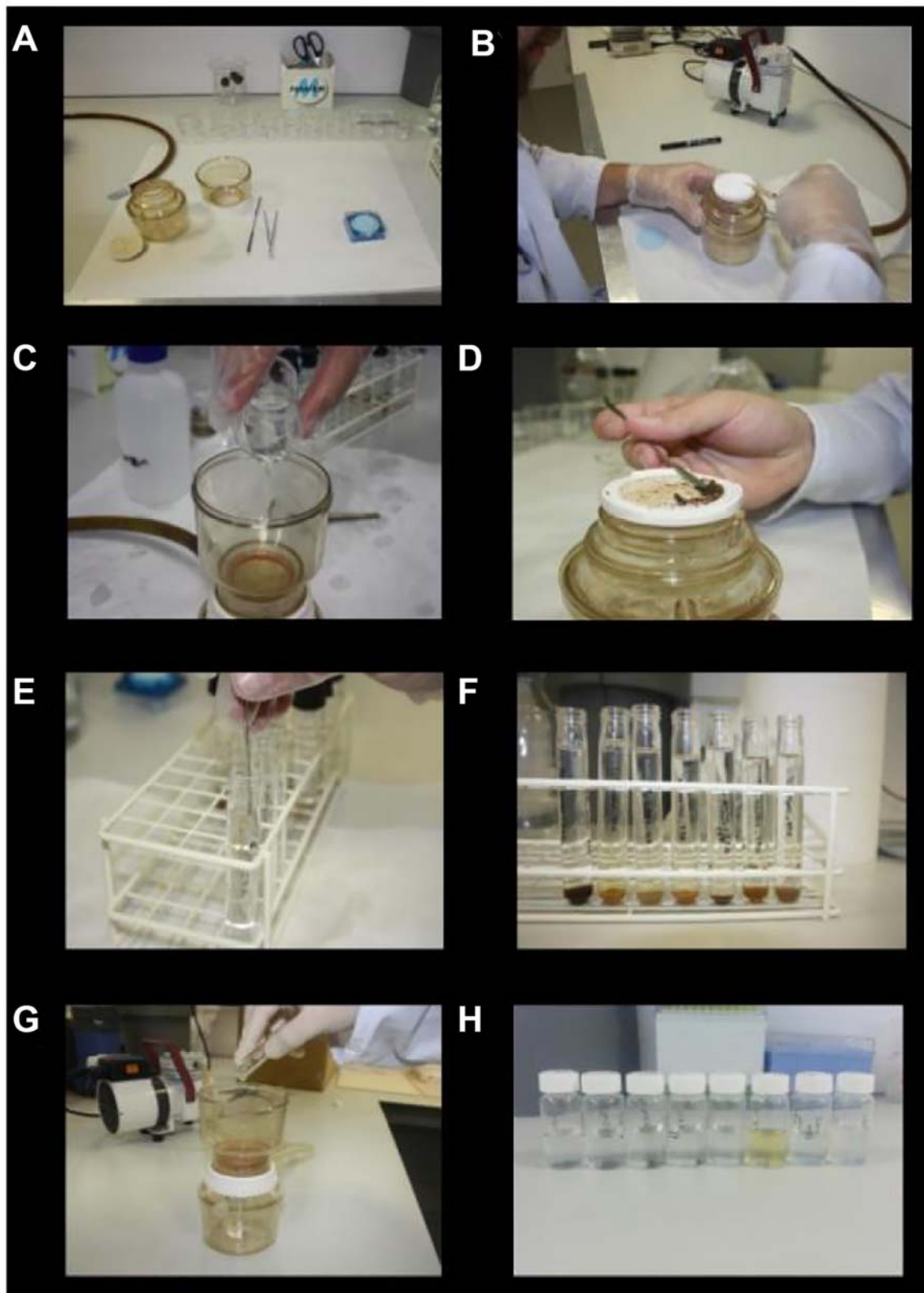


Figura 28. Análisis químico del colágeno. **A, B, C y D:** primera fase de la extracción de colágeno; **E y F:** segundo día de extracción; **G y H:** tercer día en el que el colágeno de la muestra queda en estado líquido (Modificado de Ramírez, 2017).

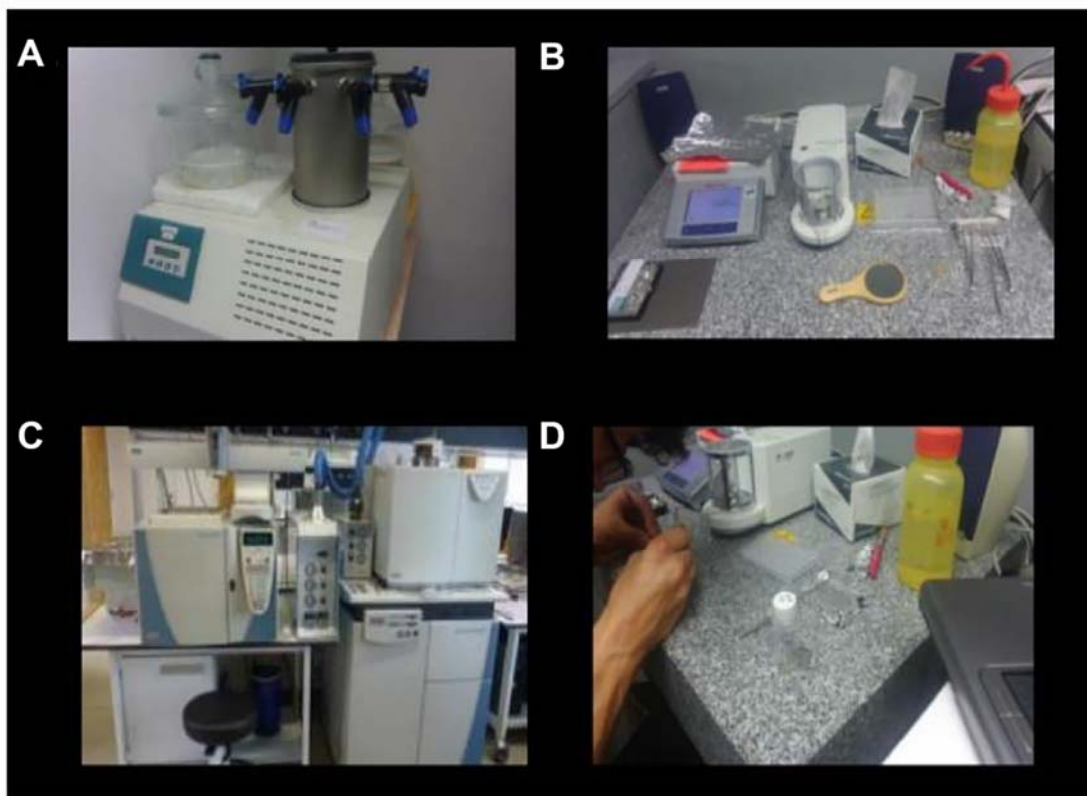


Figura 29. Procedimiento para la obtención de los valores isotópicos. **A:** máquina liofilizadora; **B y D:** peso de las muestras e introducción en capsulas de estaño; **C:** espectrómetro de masas del ICTA (Modificado de Ramírez, 2017).

9.4.3. Vegetación moderna

La vegetación colectada corresponde principalmente a las plantas consumidas por *Puda puda* (por ejemplo, Pavéz et al., 2015). En febrero del año 2016 (verano austral) se colectaron las plantas. En tres áreas se recolectaron las mismas especies vegetales: Cordillera de la Costa, localidad Parque Oncol, 39°42'S, 715 m s.n.m., TMA (Temperatura Media Anual) = 10°C, PMA (Precipitación Media Anual) = 2500 mm / año); la Depresión Central, localidad Pichirropulli, 40°04'S, 70 m s.n.m TMA = 12°C, PMA = 1300 mm /

año; y la Cordillera de los Andes, localidad Reserva Biológica Huilo Huilo, 40°01'S, 600 m s.n.m, TMA = 10°C, PMA = 2000 mm / año.

Debido a que los estudios previos (por ejemplo, Iacumin et al., 2000; Contrain et al., 2004) han detectado diferencias isotópicas entre plantas que no fijan nitrógeno y plantas que fijan nitrógeno atmosférico, hemos incluido esos tipos de plantas en nuestro estudio.

Las plantas colectadas, se llevaron al Laboratorio de Paleontología de la Facultad de Ciencias en la Universidad Austral de Chile localizada en la ciudad de Valdivia. En ese lugar, las plantas colectadas fueron secadas durante 24 horas en un horno de secado a una temperatura de 60 °C con el objetivo de eliminar todo microorganismo que pudiera interferir en los resultados del análisis isotópico. Posteriormente al secado, se pesaron entre 0,25 y 0,3 mg de cada ejemplar colectado para luego ser empaquetado en bolsas herméticas de 5x7mm. El material pesado y empaquetado fue enviado al Laboratorio de Biociencias de Isótopos (ISOFYS) perteneciente al Departamento de Aplicación Analítica y Química Física de la Facultad de Bioingeniería de la Universidad de Ghent en Bélgica. ISOFYS ofrece servicios de análisis de isótopos de ^{13}C y ^{15}N en abundancia natural y ligeramente enriquecido (<5%), en átomos de muestras sólidas tales como suelo, sedimentos, plantas y tejidos animales, etc., utilizando EA-IRMS (Análisis Elemental - Relación Isotópica de Espectrómetro de Masas).

Los materiales sólidos son examinados utilizando un analizador elemental PDZ Europa ANCA-GSL (Analizador automatizado de Nitrógeno Carbono - Sólidos y Líquidos) interconectado con un Sercon 20-20 IRMS que posee sistema electrónico SysCon (SERCON, Cheshire, Reino Unido).

Las muestras son medidas en relación con los estándares de laboratorio, que se ajustan al tamaño de la muestra y han sido calibrados con estándares internacionales de Iso-analítica. La unidad delta final se expresa en relación con las normas internacionales de V-PDB (Viena PeeDee Belemnite) para ^{13}C y AIRE para el ^{15}N .

9.5. Análisis del microdesgaste dental

Para este estudio se tuvo acceso a casi todos los molares de gonfoterio registrados en Chile. Sin embargo, sólo se pudieron estudiar 35 muestras, ya que algunos molares mostraron evidencias de alteraciones tafonómicas y diagenéticas. Se seleccionaron preferentemente los segundos molares superiores e inferiores (M2 y m2, respectivamente), aunque los primeros molares (M1 / m1) y tercero (M3 / m3) fueron estudiados para ampliar el conjunto de datos. El análisis de microdesgaste siguió la metodología especificada por Asevedo et al., (2012): se seleccionó una región inalterada de la superficie del esmalte oclusal del metalófilo / metalófido en las cúspides postrita y pretrita. Las estrías y depresiones del microdesgaste se examinaron utilizando un estereomicroscopio de luz y 35 x aumento por un único observador experimentado, siguiendo el protocolo de limpieza, moldeo, fundición y examen desarrollado por Solounias y Semprebon (2002).

El patrón de microdesgaste fue analizado en el área oclusal del esmalte dental, y se observó y cuantificó las siguientes características: i) el número promedio de depresiones (rasgos redondeadas) versus el número promedio de estrías (rasgos alargados) por taxón se evaluaron dentro de un margen de 0,16

mm² área (retícula ocular); ii) las texturas de las estrías se calificaron cualitativamente como predominantemente finas, predominantemente gruesas, o como una mezcla de tipos finos y gruesos por superficie dental, siguiendo los criterios descritos en Solounias y Semprebon (2002) para reconocer estas texturas; iii) se obtuvo un Rango del Grosor de las Estrías (*Scratch Width Score*; *SWS*) dando una puntuación de 0 a los dientes con estrías predominantemente finas por superficie del diente, 1 a aquellos con una mezcla de texturas finas y gruesas, 2 a aquellos con estrías predominantemente gruesas y 3 para aquellos con estrías predominantemente hiper-gruesas por superficie del diente. Los puntajes individuales para una muestra se promediaron para obtener el puntaje promedio de estrías para ese taxón (Rivals et al., 2007); y iv) los ramoneadores de hojas, pastadores y *mixed-feeder* muestran patrones distintivos cuando se calcula el porcentaje de estrías brutass en una muestra que caen dentro de un rango bajo de estrías brutos (es decir, el porcentaje de estrías que caen entre 0-17) (Semprebon et al., 2016).

Por un lado, no existe una superposición entre los rangos bajos de los ramoneadores dominados por hojas y pastadores actuales (es decir, 72,73-100% de los taxones dominados por ramoneadores de hojas actuales tienen un número promedio de estrías individuales que caen entre 0-17 y 0-22,2% de taxones de pastadores actuales tienen números promedio de estrías individuales que caen entre 0-17). Por otro lado, no se observa superposición en los rangos de ramoneadores y *mixed-feeder* estacionales o regionales (20,93-70% de los taxa tienen números promedio de estrías individuales que caen entre 0-17) y la superposición entre los herbívoros y este último es

insignificante. Los ramoneadores dominados por frutas como grupo exhiben un rango muy amplia de estrías (0-86% de estrías caen entre 0-17), tal vez reflejando las diferencias en cáscaras de frutas y de semillas en términos de dureza y / o grado de madurez de las frutas en el tiempo de consumo, que también puede explicar sus amplios rangos de texturas de las estrías. El grado de agujeros grandes (*puncture- like large pits*) se puede usar para distinguir los ramoneadores de fruta (Semprebon et al., 2016).

El principal objetivo del análisis del microdesgaste dental es interpretar la dieta. En general, este análisis consiste en colocar una silicona de alta resolución sobre el esmalte de los molares con la finalidad de obtener las impresiones de las marcas dejadas por el desgaste del mamífero al masticar el alimento (Fig. 30). Antes de proceder al análisis estéreomicroscópico de las muestras, se realizaron réplicas positivas en alta definición de los dientes seleccionados para el estudio. Estas réplicas fueron realizadas siguiendo el protocolo de limpieza, moldeado y creación del positivo desarrollado por Solounias y Semprebon (2002), y Semprebon et al., (2004).

En primer lugar, se limpió cuidadosamente la superficie oclusal de cada diente con acetona y algodón con el objetivo de eliminar posibles restos de consolidantes que pudieran encontrarse en dicha superficie. Posteriormente y para eliminar los residuos de acetona, se utilizó alcohol del 96 % y un bastón de algodón. Una vez la superficie del diente quedó totalmente seca, pudimos proceder al proceso de moldeado. El moldeado (moldes en negativo de los dientes) fue realizado con una silicona dental de alta resolución (*vinylpolysiloxane*) que fue aplicada con una pistola directamente en la superficie oclusal del diente (Fig. 31) (*Heraeus, Provil novo, Light regular set*).

Posteriormente, se creó un pequeño muro rodeando la parte superior del diente (*Heraeus, Provil novo, Putty regular set*). Esto evita que se derrame el vertido de la resina que conforma el positivo.

Después de esperar unos 15 minutos, se extrajo el molde del diente. Finalmente, el molde fue rellenado con una resina epoxi transparente (Resina 1060/A + Endurecedor 1585/B (CP QUIMICA S.L.) mezcla al 30 %), pasadas 48 horas la resina ya estaba lo suficientemente endurecida como para poder extraer el positivo del molde (Fig. 31). Estos positivos han sido analizados utilizando el estéreomicroscopio Zeiss Stemi 2000C con un aumento de x35. La luz transmitida del microscopio ha sido utilizada para facilitar la visibilidad de las estrías en el esmalte dental. Las diferentes marcas de microdesgaste han sido cuantificadas a partir de un área cuadrada de $0,16 \text{ mm}^2$ utilizando una retícula ocular y las micrográficas multifocales han sido tomadas empleando la cámara digital Invenio 5SII y el software DeltaPix InSight.



Figura 30. Se observa un investigador aplicando la silicona de alta resolución sobre los molares de los gonfoterios.



Figura 31. Procedimiento para extraer los rasgos del microdesgaste dental, para posteriormente analizarlos en la lupa binocular. **A.** Preparación de la resina epoxi transparente (Resina 1060/A + Endurecedor 1585/B (CP QUIMICA S.L.) mezcla al 30 %). **B.** Moldes de los gonfoterios de los Chile en positivo (transparente) y negativo (color verde).

9.6. Análisis de los microfósiles desde el cálculo dental

Se realizó una limpieza en seco para eliminar los sedimentos gruesos y una segunda limpieza con acetona para eliminar el sedimento adherido. Los cálculos se eliminaron utilizando una cureta dental para obtener pequeños fragmentos. Este método permitió eliminar los sedimentos y minimizar el daño a la superficie del esmalte. En el caso de molares que a simple vista no presentaban depósitos de cálculo, se realizó una búsqueda exhaustiva bajo lupa estereoscópica entre 10 y 20 aumentos. En todos los casos el cálculo se recuperó a partir de la superficie oclusal (Fig. 32).

La extracción de microfósiles de las muestras de cálculo dental se realizó utilizando el método de procesamiento químico descrito por Wesolowski et al., (2007). Para estimar las cantidades de microfósiles en el cálculo dental, se añadió una tableta de Lycopodium a cada muestra. Se añadió una solución al 10% de ácido clorhídrico a cada muestra para disolver completamente los carbonatos. Después de disolver el cálculo, los tubos se centrifugaron a 1000 RPM durante 5 minutos y el sobrenadante se eliminó y la muestra se lavó con agua destilada y se centrifugó de nuevo. Después de la última centrifugación, el agua destilada se reemplazó por etanol al 96%.

Se prepararon tres portaobjetos para cada una de las muestras usando Entellan®. Los portaobjetos se examinaron bajo un microscopio de luz polarizada con 400x y 630x de aumento. Se contaron y registraron todos los microfósiles encontrados, incluidos: fitolitos, gránulos de almidón, carbón y esporas de Lycopodium. Para calcular la concentración de microfósiles, aplicamos el método de Maher (1981) modificado por Wesolowski et al., (2010).

La identificación de los fitolitos se hizo en base al ICPN 1.0 (Madella et al., 2010). En el caso de otros microfósiles como diatomeas, crisofíceas, esporas de hongo o gránulos de almidón estos solo fueron contabilizados.



Figura 32. Extracción de cálculo dental desde el esmalte de un tercer molar perteneciente a *Notiomastodon platensis* (Laboratorio de Paleontología en la Universidad Austral de Chile).

9.7. Dataciones radiocarbónicas

Nuevas dataciones de radiocarbono se informan en este estudio (Anexo 8). Todos ellos se obtuvieron a partir de fragmentos de raíz molar seleccionados específicamente para mejorar las posibilidades de aislar el colágeno óseo. El colágeno extraído se dividió en aminoácidos individuales y se purificó utilizando resina XAD2 siguiendo los métodos descritos por Stafford et al., (1988). La solución de aminoácidos resultante se quemó y se dató con radiocarbono usando el Acelerador Espectrómetro de Masas (AMS). Las muestras fueron preparadas y datadas por radiocarbono en el *Human Paleoecology and Isotope Geochemistry Lab of the Pennsylvania State University (PSUAMS)*, *Keck Carbon Cycle AMS Facility (KCCAMS) of the University of California- Irvine*,

and the Center for Accelerator Mass Spectrometry CAMS in Lawrence Livermore National laboratories, California.

Todas las dataciones se han calibrado a los años calendario utilizando Calib 7.02 (Stuiver y Reimer, 1986–2014) y se aplicó la curva SH-cal13 (Hogg et al., 2013).

9.8. Áreas de tierras bajas localizadas en Chile Central

Se calculó la Curvatura de Sección Transversal (*Cross Sectional Curvature*; CSC) desde la SRTM DEM (30 m resolution). El CSC mide la curvatura de la superficie ortogonalmente a lo largo de las direcciones de la pendiente. Identificamos un valor umbral de CSV igual a 0,15 entre terrenos suaves y empinados, y seleccionamos los terrenos lisos como aquellos donde CSC 0,15. El área total inferior a 2000 m y con CSC 0,15 es 96738,06 km². Estas áreas fueron probablemente ocupadas por los gonfoterios (ver Fig. 10).

CAPÍTULO 10.

10. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

10.1. Presentación

A continuación se presentan los resultados y la discusión de la tesis doctoral. Los resultados se han dividido en dos partes: el primero (estudio *multiproxy* del hábitat y de la dieta de los gonfoterios en el territorio chileno), corresponde a los resultados “principales” que están más relacionados con el objetivo de la tesis. El segundo (El Sitio Pilauco; 40°S), corresponde a los resultados “secundarios” de la tesis, que en cierta medida, ponen a prueba algunas interpretaciones que se derivan de los resultados “principales” de la presente investigación.

Resultado y Discusión I: Estudio multiproxy del hábitat y de la dieta de los gonfoterios en el territorio chileno. Los proboscídeos son llamados ingenieros ecológicos y se los considera actores clave en las hipótesis sobre las extinciones de la megafauna del Pleistoceno Superior. Sin embargo, el conocimiento sobre la autoecología y la cronología de los proboscídeos en América del Sur aún es un debate abierto y plantea varios puntos de vista controvertidos. En esta investigación, se utiliza un enfoque *multiproxy* y nuevas dataciones de radiocarbono para estudiar la autoecología de los gonfoterios chilenos, el único grupo de proboscídeos que llegó a América del Sur durante el Gran Intercambio Biótico Americano (~ 3.1-2.7 Ma). Como parte de este estudio, analizamos los isótopos estables, el microdesgaste dental y los microfósiles de cálculos dentales en los molares de los gonfoterios desde 30 sitios del Pleistoceno Superior (31°–42°S). Estos *proxies* proporcionaron datos

desde diferentes escalas de resolución temporal, que luego se combinaron para evaluar los patrones en la dieta y el hábitat de estos proboscídeos.

Este estudio *multiproxy* está dirigido a aumentar el conocimiento de la historia de vida de los gonfoterios. Avanzar en el conocimiento de este aspecto de los megaherbívoros, hoy en día es considerado como uno de los mayores desafíos para la paleontología en América del Sur; estudios recientes han visto la necesidad de comprender a fondo el papel de los ingenieros ecológicos, antes de realizar predicciones sobre las consecuencias de la desfaunación tanto en los ecosistemas actuales y como en aquellos del pasado. Finalmente, es importante recalcar que, sobre todo, se profundizará respecto a las implicancias paleoambientales y paleoclimáticas en el área Centro–Sur de Chile (38°–42°S), debido a que corresponde al área que presenta una mayor cantidad de dataciones radiocarbónicas, tanto en plantas como en animales.

Resultado y discusión II. El Sitio Pilauco (40°S). Durante la Última Terminación Glacial (~18.000–11.500 años cal A.P), el ambiente en la Nordpatagonia chilena (38°–42°S) se caracterizó por la presencia de un bosque cerrado como patrón regional dominante de la vegetación. Sin embargo, hubo una serie de eventos climáticos (por ejemplo, *Antarctic Cold Reversal* y *oscillation Bølling*) durante este período de tiempo que podrían haber causado un cambio significativo en la estructura del conjunto de la vegetación. Debido a que la megafauna fósil del sitio Pilauco está registrada en un rango temporal acotado (15.800–13.100 años cal A.P), este sitio es ideal para detectar cambios ambientales a través del análisis de isótopos estables.

En este estudio, se investigó las condiciones ambientales de la megafauna que habitó el sitio Pilauco y en los alrededores durante la Última Terminación Glacial, mediante el análisis de los isótopos estables en el colágeno ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$). Para comprender en profundidad los datos isotópicos provenientes de los fósiles, estos resultados se compararon con los resultados isotópicos de muestras modernas de un mamífero (*Pudu puda*) procedente de la misma región. Además, también se analizó la vegetación moderna del área de estudio.

En general, estos “resultados secundarios” corresponden a una continuidad investigativa respecto a los resultados isotópicos presentados en el apartado de “resultados principales”. Básicamente, como un intento preliminar, estos resultados tienen por finalidad poner a prueba los límites ambientales (por ejemplo, ambiente menos o más boscoso) que se han establecido/fijado en estudios anteriores (a partir de datos de otras localidades en el mundo) a partir de los valores isotópicos. También, paralelamente, existen otras razones generales, que merecen ser nombradas, y que me han motivado para haber llevado a cabo esta investigación:

- 1) Históricamente, las interpretaciones ambientales y climáticas obtenidas desde la palinología han sido recibidas con gran aceptación por los investigadores del Cuaternario, sin embargo, el registro polínico no es infalible a sesgos tafonómicos; ejemplos de procesos de redepositación y preservación diferencial pueden afectar el ensamble de polen.
- 2) De acuerdo a un contexto regional de bosque cerrado (*closed-canopy*) en la Nordpatagonia chilena, el registro de polen del sitio Pilauco muestra el ambiente más abierto a nivel regional entre los 15.800 y 12.800 años cal A.P.

3) Al contrario de la evidencia polínica (por ejemplo, la evidencia de ambiente abierto) varios estudios genéticos (filogeografía) han detectado la permanencia de la biomasa de vegetación arborea muy cerca de las áreas glaciadas.

4) Hasta la fecha, mediante la utilización de *proxies* no morfológicos, existe un gradual aumento de la evidencia de plasticidad dietaria en los mamíferos, por tanto, no es aconsejable interpretar un ambiente solamente con la evidencia morfológica.

5) Específicamente, los gonfoterios se describen como ingenieros ecológicos, constituyen un grupo clave de mamíferos para tener en cuenta al realizar evaluaciones paleoambientales. Esto se debe a la naturaleza de los mega-herbívoros, que alcanzan poblaciones con alta biomasa, y la presencia o ausencia de este taxón en un territorio dado, podría dar lugar a alteraciones importantes en la estructura y función de un ecosistema determinado.

10.2. Resultado y Discusión I: Estudio *multiproxy* del hábitat y de la dieta de los gonfoterios en el territorio chileno

10.2.1. Introducción

Los estudios en la evolución de la morfología dental de los mamíferos herbívoros, ha establecido categorías o clasificaciones de los tipos de comportamientos en la dieta (por ejemplo, ramoneadores, pastadores y dieta mixta). Estas categorías son muy útiles, porque han permitido la interpretación del comportamiento dietario en los linajes de mamíferos en términos evolutivos (Lister, 2014). Sin embargo, confiar únicamente en estas categorías, podría

conducirnos hacia un desacoplamiento entre la morfología dental (de origen evolutivo) y las preferencias en la dieta a escala ecológica. De esta manera, la creciente aplicación de *proxies* independientes de la morfología (Andrews y Hixson, 2014), han evidenciado registros "inesperados" en la dieta; ya sea en taxones fósiles (por ejemplo, Rivals et al., 2012; Marín-Leyva et al., 2016) y como en modernos (por ejemplo, Borgnia et al., 2010; Bergmann et al., 2015). Por consiguiente, estos registros "inesperados" podrían corresponder a algún tipo de plasticidad dietaria, inherente al taxón (por ejemplo, la presencia de microorganismos que digieren celulosa o diferencias en la morfología gastrointestinal) (Zhu et al., 2011; Clauss et al., 2007), y que podrían ser más determinantes en la elección del alimento que la morfología dental. Incluso, debido a un cambio ambiental drástico, este registro en la dieta podría estar más relacionado con el comportamiento inusual de un taxón.

Hoy en día, estas ideas siguen siendo difíciles de abordar; ya que las vías reguladoras del metabolismo no se fosilizan, y el momento justo de las transiciones ambientales rara vez alcanza el consenso entre los investigadores. Sin embargo, la aplicación del método *multiproxy* (ver Rawlence et al., 2016) en un solo taxón y en un solo elemento anatómico, puede contribuir a dar respuestas a preguntas sobre el comportamiento respecto a la dieta, pero aún más relevante, promover la aparición de otras cuestiones no planteadas anteriormente.

La elección de estudiar el territorio chileno (31°–42°S) se basa sobre dos factores. Primero, desde el punto de vista paleovegetacional y paleoclimático, esta área corresponde a uno de los lugares más estudiados en América del Sur (Moreno et al., 2015). Esto permite obtener una integración más precisa entre

los *proxies* analizados en disciplinas independientes (por ejemplo, la palinología y paleontología de vertebrados). En segundo lugar, la alta probabilidad de registrar material fósil con excelente conservación en el territorio chileno (por ejemplo, colágeno).

Se presentan tres *proxies* para estudiar los gonfoterios de Chile (ver Fig. 10 para observar las localidades del estudio y anexo 9 para los edades radiocarbónicas) en el rango cronológico entre 30.000–12.000 años cal A.P. La escala temporal de extensión que se utiliza en este estudio, es el llamado extensión del organismo; el cual corresponde al período de tiempo dentro de la vida de un organismo, en el cual es posible registrar información de la dieta (Davis y Munoz-Pineda, 2016). Estos *proxies* son los siguientes:

1) Análisis de Microfósiles del Cálculo Dental (AMCD). Durante la masticación, los microfósiles tales como fitolitos, granos de almidón, fibras y diatomeas pueden unirse a las superficies de los dientes. Estos micro-restos pueden proporcionar un registro en la dieta de un tiempo muy extenso en la vida de un animal (como mínimo, hasta los últimos meses de la vida del animal) (Gobetz y Bozarth, 2001). Es decir, las plantas de micro-restos adheridos en el cálculo dental pueden proporcionar información directa sobre los hábitos de alimentación (Cordova y Avery, 2017) y una señal de la dieta a largo plazo; quizás años (Weyrich et al., 2017). Sin embargo, el preciso intervalo de tiempo involucrado en el cálculo dental aún no se ha aclarado, ya que los procesos de formación y su composición pueden ser muy variables entre los individuos (Power et al., 2015). Por esta razón, no es posible determinar cuándo (durante la vida de un animal) se ingirió unos microrestos específicos de la planta

(Weber y Price, 2016). Teniendo en cuenta que los individuos más viejos presentan más microrestos (Power et al., 2015), el cálculo dental puede representar una media de múltiples eventos de alimentación en la vida del animal, suponiendo que no hay reemplazo o eliminación de depósitos de cálculo.

2) Análisis de Microdesgaste Dental. Es un método independiente de la taxonomía que proporciona información sobre el comportamiento dietario de los últimos días o semanas antes de la muerte de un animal, proporcionando una visión de la vegetación disponible y el hábitat, así como los rasgos de la dieta a corto plazo (Grine, 1986) (ver capítulo 6).

3) Análisis de los Isótopos Estables. Este análisis puede reflejar variaciones en las fuentes de la dieta y el nivel trófico (Bocherens et al., 2014), pero también variaciones que pueden ser influenciadas por el ambiente y el clima (Díaz et al., 2016). Los análisis de isótopos estables se han llevado a cabo en el bioapatito (esmalte dental) y colágeno (dentina), los cuales registran principalmente etapas tempranas de la vida de un mamífero cuando tiene lugar la mineralización dental, mientras que los análisis de isótopos estables realizados en colágeno en hueso reflejan un promedio de muchos años de la vida de un individuo (Clementz et al., 2009).

La ventaja de este enfoque *multi-proxy* radica en que permite la interpretación del comportamiento respecto a la dieta, en diferentes momentos de la historia de vida del animal. Además, el hecho de que los gonfoterios estudiados se hayan encontrado en diferentes períodos de tiempo, nos permite

evaluar los cambios ambientales y climáticos que pueden haber ocurrido entre 30.000–12.000 años cal A.P. en Chile.

10.2.2. Aproximación al estudio y objetivos

Los gonfoterios corresponden a uno de los grupos de mamíferos del Pleistoceno Superior mejor estudiados, y han sido clasificados históricamente como ramoneadores, basados exclusivamente en su morfología dental (Fox y Fisher, 2004). Aunque el tipo de molar bunodonte está "adaptado" para una dieta blanda (por ejemplo, hojas), se ha sugerido que los molares de los gonfoterios contienen elementos anatómicos que permitirían la incorporación de pastos y hierbas en su dieta (por ejemplo, la corona más alta o las filas transversales o lófidios aumentaron en número) (Rivals et al., 2015). Además, las diferencias en la estructura anatómica en las facetas de desgaste podrían sugerir fuertes contrastes en las fases de masticación de los gonfoterios del mismo género (Calandra et al., 2008).

De esta manera, los gonfoterios de América del Sur han sido descritos como generalistas y oportunistas (Pérez-Crespo et al., 2016). En Lucas et al., (2011), por ejemplo, se sugirió que el género *Stegomastodon* podría tener una de las "mejores" adaptaciones morfológicas para el pastoreo. En este contexto, un estudio reciente sobre elementos mandibulares verificó que los gonfoterios trilofodontes de América del Sur poseen características morfológicas consistentes con una dieta de pastoreo (Borges-Silva et al., 2015). Así, comparativamente, los elefantes modernos poseen una morfología dental adaptada para pastar (Maglio, 1973), sin embargo, hoy en día se les considera

que poseen una conducta más parecida hacia una alimentación mixta, aunque con tendencia al comportamiento ramoneador (Cerling et al., 1999). Recientemente, las diferencias en el tracto gastrointestinal y las crestas del esmalte han permitido una mayor proporción de ingesta de hierbas en la dieta de *Elephas maximus* que *Loxodonta africana* (Clauss et al., 2007). Estas diferencias, tal vez, podrían ser algunos de los factores causantes de los resultados observados en los estudios de los elefantes que viven en la sabana africana. Estos muestran preferencias sobre hierbas durante la estación húmeda, pero consumen preferentemente alimentos arbustivos durante la estación seca (por ejemplo, Cerling et al., 2009).

Siguiendo estas líneas de evidencia observadas en los proboscídeos extintos y actuales, los gonfoterios de América del Sur constituyen un excelente caso de estudio para evaluar el rango de plasticidad fenotípica dentro de cada grupo. Si fueron generalistas y oportunistas, su composición en la dieta debería reflejar las condiciones ambientales locales en lugar de una dieta adaptativa óptima (Zhang et al., 2016). Además, debido a que los proboscídeos han sido caracterizados como “ingenieros ecológicos” (Barnosky et al., 2016), constituyen un factor clave para considerarlos en las interpretaciones ambientales. Esto se debe a la naturaleza de los megaherbívoros que alcanzan poblaciones con alta biomasa (Malhi et al., 2016). La presencia o ausencia de este taxón en un espacio dado podría inducir alteraciones importantes en la estructura y función del ecosistema. Además, como bebedores obligados, el esmalte dental de los gonfoterios es potencialmente un buen indicador del agua meteórica local $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ (Kovács et al., 2015), lo cual puede indicar indirectamente el tipo de vegetación adaptada a un régimen climático

particular. Por consiguiente, este estudio *multiproxy* está dirigido a incrementar el conocimiento de la historia de vida de los gonfoterios, y así, seguir el camino recomendado por estudios recientes: la necesidad de comprender a fondo el rol ecológico de los ingenieros ecológicos antes de hacer predicciones sobre las consecuencias de la defaunación en ecosistemas modernos como del pasado (Barnosky et al., 2016).

El primer objetivo de nuestro estudio fue determinar la autoecología de los gonfoterios de Chile Central, evaluando si existe un consenso en la interpretación de la dieta y el hábitat, caracterizados por cada uno de los *proxies* analizados. De esta forma, nuestra propuesta permitió evaluar si la información provista corresponde a (1) un patrón en la dieta, extendida durante un largo período de tiempo; (2) la presencia de micro-hábitats, y / o (3) si hubo alguna evidencia de un cambio ambiental a lo largo del tiempo estudiado.

10.2.3. Resultados de los isótopos estables

10.2.3.1. Bioapatito

10.2.3.1.1. Preservación de la señal isotópica

Las muestras analizadas en este estudio muestran una diferencia entre el valor de $\Delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3-\text{PO}_4}$ de $\sim 9,0\%$. Este valor se encuentra dentro del rango de los límites establecidos $\Delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3-\text{PO}_4}$ para el biopatito inalterado en mamíferos actuales (i.e., $8,6 - 9,1\%$) (Iacumin et al., 1996), que apunta a la preservación de los valores originales de $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ y $\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$. El coeficiente de correlación

entre estos valores es alto ($R = 0,9$; $p < 0,001$), lo cual sugiere que el CO_3^{-2} y PO_4^{-3} en el bioapatito corresponde a la precipitación co-genética del equilibrio de las temperaturas del agua en el animal, relativamente invariantes en los mamíferos.

10.2.3.1.2. Los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$

La prueba de Mann-Whitney U muestra diferencias significativas entre los gonfoterios del Centro–Norte y Centro–Sur en términos de los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ ($Z = -4,8$; $p = 0,0001$) y $\delta^{18}\text{O}_{\text{bioapatito}}$ ($Z = -2,7$; $p = 0,005$) (Tabla 10). En cuanto al área del Centro–Norte, los valores en la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ apuntan a la existencia de bosques de dosel cerrado (3% de las muestras), áreas semi-abiertas y místicas C_3 (84% de las muestras), áreas semi-abiertas y xéricas C_3 (8% de las muestras), y áreas mixtas $\text{C}_3\text{--C}_4$ (5% de las muestras).

En cuanto al área del Centro–Sur, los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ apuntan a la presencia de bosques de dosel cerrado (13% de las muestras) y áreas semi-abiertas C_3 (87% de las muestras) (Fig. 33). La figura 34 muestra los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ (‰, V-PDB) y $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ (‰, V-PDB) de los gonfoterios de Chile.

La prueba U de Mann-Whitney revela una diferencia significativa entre los gonfoterios del Centro–Norte y Centro–Sur de Chile en términos de la Moderna Dieta Equivalente obtenida desde el valor del isótopo del carbono ($\delta^{13}\text{C}_{\text{dieta,meq}}$) ($Z = -5$; $p = 0,0001$) (Tabla 11). La Precipitación Media Anual calculada para el Centro–Norte fue de 600 mm/año a partir de la Moderna Dieta Equivalente ($\delta^{13}\text{C}_{\text{dieta,meq}} = -26,9 \pm 2,1\text{‰}$). Es notable la gran variabilidad

mostrada por $\delta^{13}\text{C}_{\text{dieta,meq}}$ calculada para los gonfoterios del Centro–Norte ($\delta^{13}\text{C}_{\text{dieta,meq}}$ rango = -31 – -20‰). La precipitación calculada para el Centro–Sur fue de 1800 mm / año ($\delta^{13}\text{C}_{\text{dieta,meq}}$ = -29 ± 0,9‰. En este caso, la variabilidad de $\delta^{13}\text{C}_{\text{dieta,meq}}$ para los gonfoterios del Centro–Sur ($\delta^{13}\text{C}_{\text{dieta,meq}}$ rango = -31 – -27‰) es más estrecha que la registrada para los gonfoterios del Centro–Norte (Tabla 11). La prueba Mann-Whitney U también muestra una diferencia significativa entre el Centro–Norte y Centro–Sur en términos de los valores de la Temperatura Media Anual ($Z = -3,5$; $p = 0,0005$) (Tabla 12). Tanto el Centro–Norte como en el Centro–Sur de Chile existe una relación directa entre los valores de la Temperatura Media Anual y los valores de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ (‰, VSMOW), $\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$ (‰, VSMOW), $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ (‰, VPDB) (ver figuras 35–40).

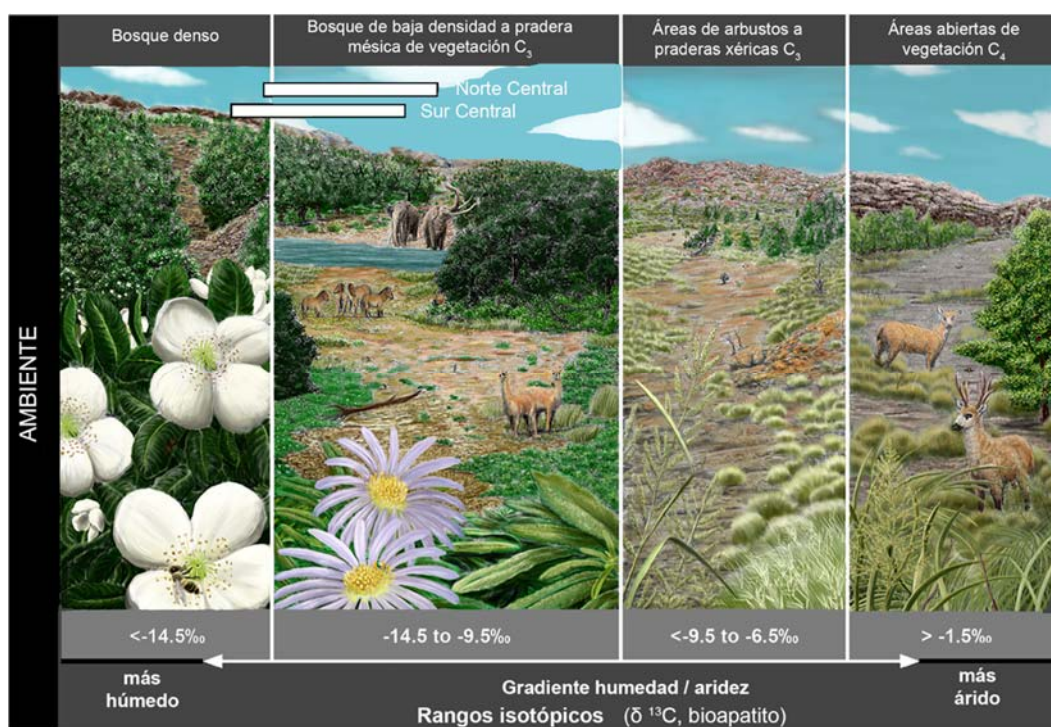


Figura 33. Rango isotópico de los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ (‰, VPDB) en el bioapatito del área de estudio correspondientes a diferentes tipos de vegetación: i) bosque denso (por ejemplo, bosque Valdiviano; *Eucryphia cardifolia*; ii) vegetación C_3 de bosque de baja densidad a pradera mésica (por ejemplo, la Patagonia Nordoccidental Chilena durante la Última

Terminación Glacial; con *Nothofagus dombeyi* (arbóreo), *Aster vahlii* y *Adenocaulon chilense* (hierbas); iii) áreas áridas con arbustos y praderas C₃ (por ejemplo, la estepa patagónica) con *Stipa speciosa* y *Poa lanuginosa*; iv) áreas abiertas de vegetación compuestas de C₄ (por ejemplo, Corrientes, Argentina), con *Panicum grumosum* (hierbas). La flecha indica un gradiente de humedad / aridez. Los valores entre -6,5 ‰ y -1,5 ‰ corresponden a las áreas de vegetación abierta C₃-C₄. Las barras blancas representan el rango isotópico mostrado por los gonfoterios chilenos Norte Central y Sur Central. Ilustración de Eloy Manzanero.

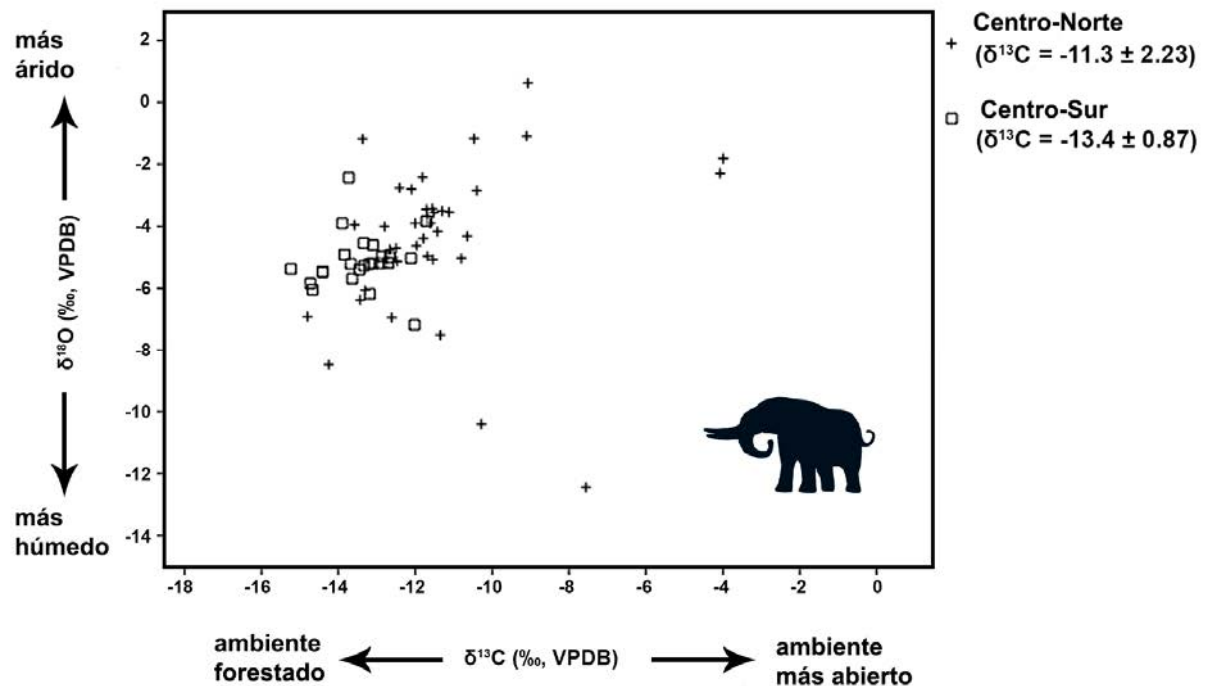


Figura 34. Distribución de los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ y $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ en los gonfoterios de Chile Central. Se observa una tendencia hacia un empobrecimiento en los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ y valores intermedios en la $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$.

A. $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ (‰, V-PDB)

Área	n	Min	Max	Media	Desviación Estándar
Centro–Norte	38	-14,8	-3,9	-11,3	2,2
Centro–Sur	23	-15,2	-11,7	-13,4	0,8
Rango medio (Centro–Norte)	Rango medio (Centro–Sur)	z	p-valor		
24,7	6,7	-4,8	0,0001		

B. $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ (‰, V-PDB)

Área	n	Min	Max	Media	Desviación estándar
Centro–Norte	38	-12,4	0,6	-4,3	2,5
Centro–Sur	23	-7,1	-2,4	-5,1	0,9
Rango medio (Centro–Norte)	Rango medio (Centro–Sur)	z	p-valor		
22,4	9	-2,7	0,005		

Tabla 10. Sumario de los datos de isótopos estables y prueba estadística. **A.** Valores de la $\delta^{13}\text{C}$ en bioapatito (‰, V-PDB), **B.** Valores de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ en el bioapatito (‰, V-PDB). En el caso del bioapatito, los valores de isótopos estables de este estudio se analizaron junto a los valores obtenidos en Sánchez et al., (2004), Domingo et al., (2012), y González-Guarda et al., (2017).

Dieta Moderna Equivalente (vegetación)

Área	n	Min	Max	Media	Desviación Estándar
Centro–Norte	38	-31	-20	-26,9	2,2
Centro–Sur	24	-31	-27	-29	0,8
Rango medio (Centro–Norte)	Rango medio (Centro–Sur)	z	p-valor		
24,8	6,6	-5	0,0001		

Tabla 11. Resumen y prueba estadística para la Moderna Dieta Equivalente a partir del valor del carbono ($\delta^{13}\text{C}_{\text{dieta, meq}}$) calculada para los gonfoterios del Centro–Norte y Centro–Sur. Desde los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$, la Moderna Dieta Equivalente fue calculada utilizando la siguiente ecuación: $\delta^{13}\text{C}_{\text{dieta, meq}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{vegetación}} + (\delta^{13}\text{C}_{\text{modernatmCO}_2} - \delta^{13}\text{C}_{\text{antiguaatmCO}_2})$, donde $\delta^{13}\text{C}_{\text{vegetación}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{diente}} - 14,1\text{‰}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{modernatmCO}_2}$ es -8‰ y $\delta^{13}\text{C}_{\text{antiguaatmCO}_2}$ es $-6,5\text{‰}$ (Pleistoceno Superior).

Temperaturas Medias Anuales

Área	n	Min °C	Max °C	Media °C	Desviación Estándar
Centro–Norte	38	-6	30	18,6	7
Centro–Sur	25	9	23	15,6	2,6
Rango medio (Centro–Norte)	Rango medio (Centro–Sur)	z	p-valor		
23,2	8,7	-3,5	0,0005		

Tabla 12. Sumario y pruebas estadísticas para las Temperaturas Medias Anuales calculadas para Centro–Norte y Centro–Sur desde los valores de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$ en los gonfoterios. Para calcular los valores del agua meteórica de la $\delta^{18}\text{O}$ ($\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$) desde el esmalte dental de los valores de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$ en los gonfoterios, se utilizó la siguiente ecuación: $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}} (\text{VSMOW}) = (\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4} (\text{VSMOW}) - 23,3)/0,94$. Posteriormente, se estimó la Temperatura Media Anual (TMA) utilizando la regresión lineal establecida entre los valores TMA y $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$: $\text{TMA} (^\circ\text{C}) = \delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}} (\text{VSMOW}) + 12,68/0,36$ ($R^2 = 0,72$).

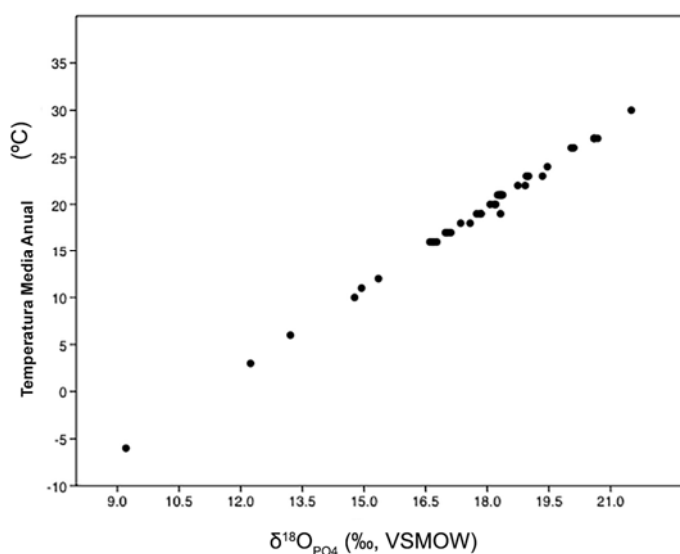


Figura 35. El gráfico muestra la relación entre la temperatura calculada y los valores del fosfato ($\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$) a partir de los gonfoterios en el Centro–Norte de Chile.

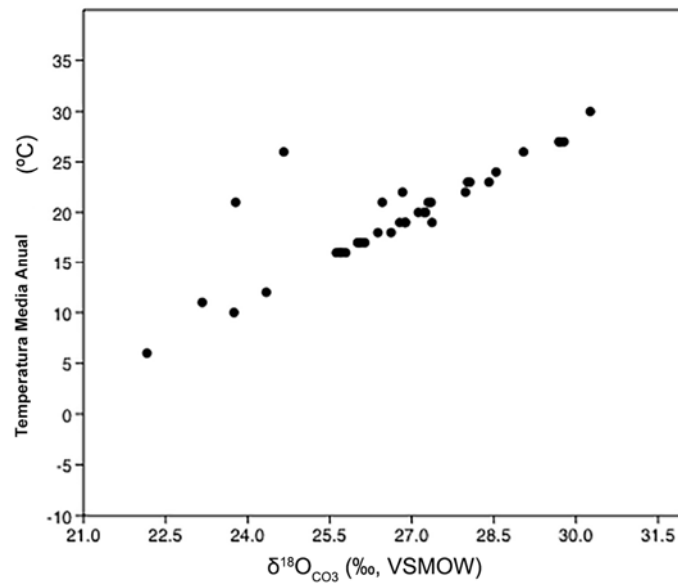


Figura 36. El gráfico muestra la relación entre la temperatura calculada y los valores del oxígeno (‰, V-SMOW) a partir de los gonfoterios en el Centro–Norte de Chile.

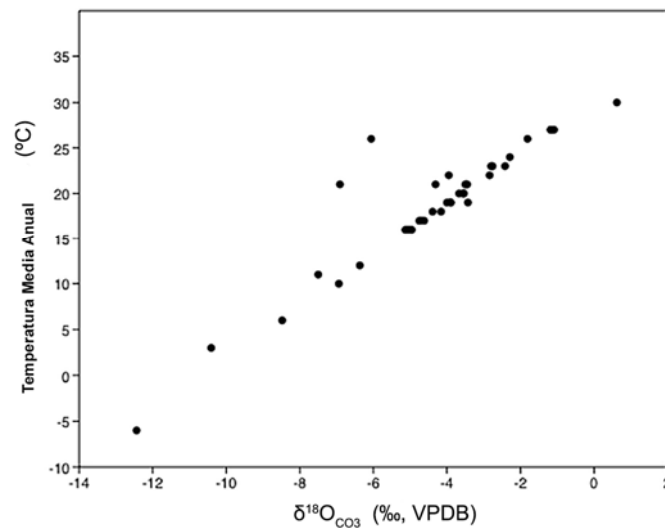


Figura 37. El gráfico muestra la relación entre la temperatura calculada y los valores del oxígeno (‰, V-PDB) a partir de los gonfoterios en el Centro–Norte de Chile.

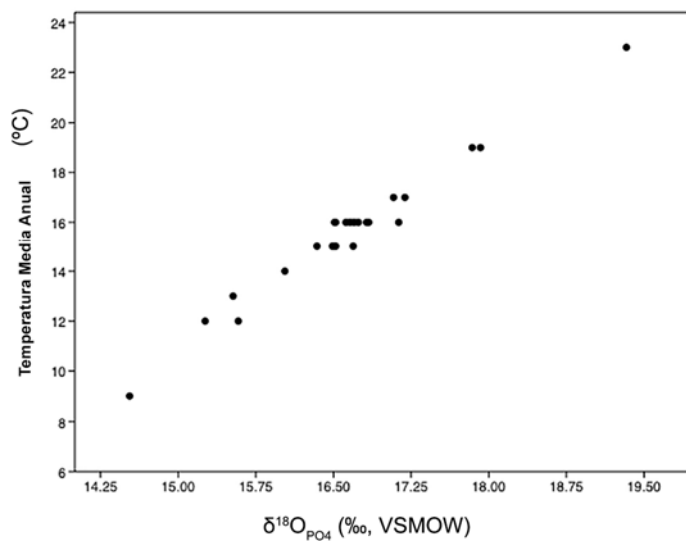


Figura 38. El gráfico muestra la relación entre la temperatura calculada y los valores del fosfato ($\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$) a partir de los gonfoterios del Centro–Sur de Chile.

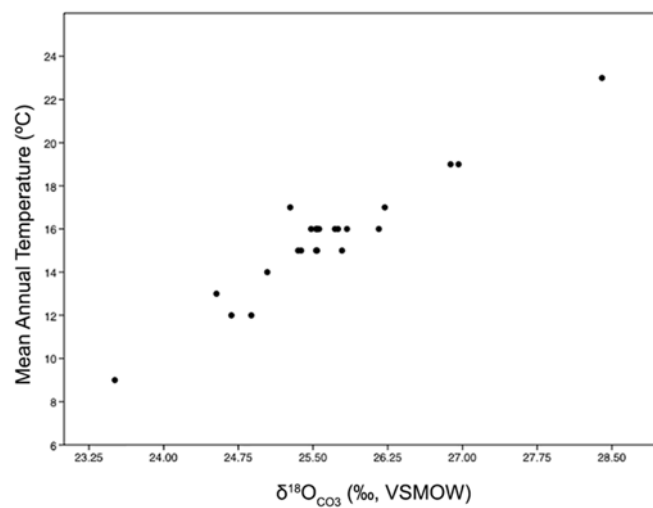


Figura 39. El gráfico muestra la relación entre la temperatura calculada y los valores del oxígeno (‰, V-SMOW) a partir de los gonfoterios del Centro–Sur de Chile.

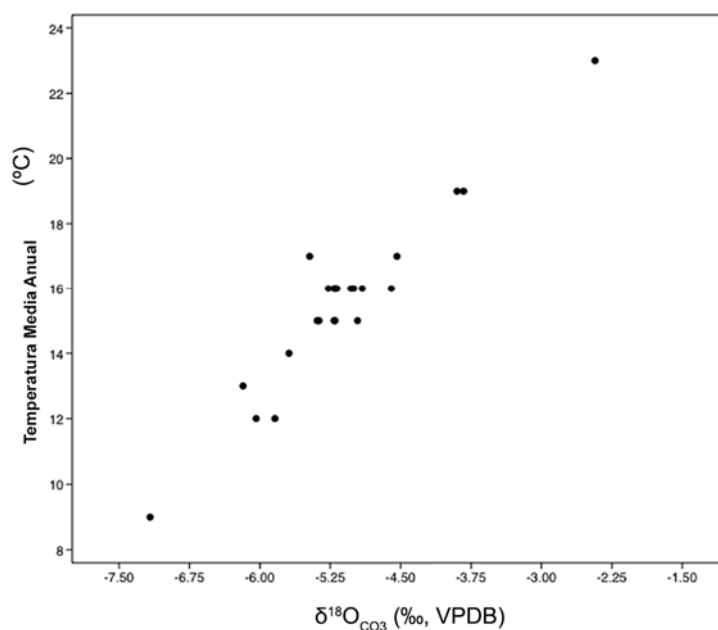


Figura 40. El gráfico muestra la relación entre la temperatura calculada y los valores del oxígeno (‰, VPDB) a partir de los gonfoterios del Centro–Sur de Chile.

10.2.3.2. Colágeno

10.2.3.2.1. Preservación de la señal isotópica

Las relaciones carbono: nitrógeno (C:N) del material fósil seleccionado están dentro del rango aceptado para el colágeno moderno (2,9 y 3,6 en mamíferos vivos) (Clementz et al., 2009) que soportan la preservación de la señal biogénica de la $\delta^{13}\text{C}$ original y $\delta^{15}\text{N}$. Algunas muestras tuvieron un valor ligeramente inferior a 2,9, sin embargo, las incluimos en el análisis ya que tenían porcentajes de $\text{C}_{\text{colágeno}}$ y $\text{N}_{\text{colágeno}}$ superiores a los valores aceptados, un 13% y 4,8% para el colágeno inalterado, respectivamente.

10.2.3.2.2. Los valores en la $\delta^{13}\text{C}_{\text{colágeno}}$ y en la $\delta^{15}\text{N}$

La prueba Mann-Whitney U mostró diferencias significativas entre los gonfoterios del Centro-Norte y Centro-Sur en terminos del valor de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{colágeno}}$ ($Z = -2,8$; $p = 0,0045$) y $\delta^{15}\text{N}$ ($Z = -4,3$; $p = 0,0001$) (Tabla 13). La figura 41 muestra los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{colágeno}}$ (‰, V-PDB) y de la $\delta^{15}\text{N}$ (‰, AIR).

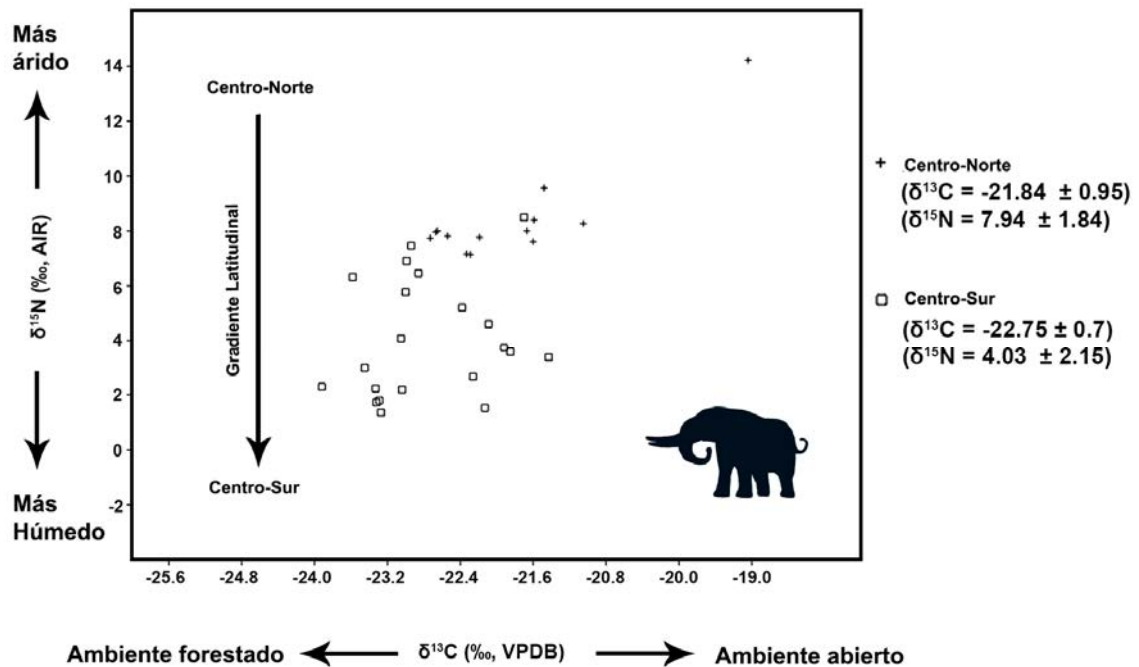


Figura 41. Se muestra la distribución de los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{colágeno}}$ y de la $\delta^{15}\text{N}$ en el Centro-Norte y Centro-Sur de los gonfoterios en Chile. Se observa un claro gradiente latitudinal entre ambas áreas respecto a los valores de la $\delta^{15}\text{N}$.

$\delta^{13}\text{C}$ (‰, V-PDB)_{colágeno}

Área	n	Min	Max	Media	Desviación Estándar
Centro–Norte	13	-22,7	-19,2	-21,8	0,9
Centro–Sur	21	-23,9	-21,4	-22,7	0,7
Rango medio (Centro–Norte)	Rango medio (Centro–Sur)	z	p-valor		
9	8,4	-2,8	0,0045		

$\delta^{15}\text{N}$ (‰, AIR)_{colágeno}

Área	n	Min	Max	Media	Desviación Estándar
Centro–Norte	13	7,1	14,2	7,9	1,8
Centro–Sur	21	1,3	8,5	4	2,1
Rango medio (Centro–Norte)	Rango medio (Centro–Sur)	z	p-valor		
10,3	7,1	-4,3	0,0001		

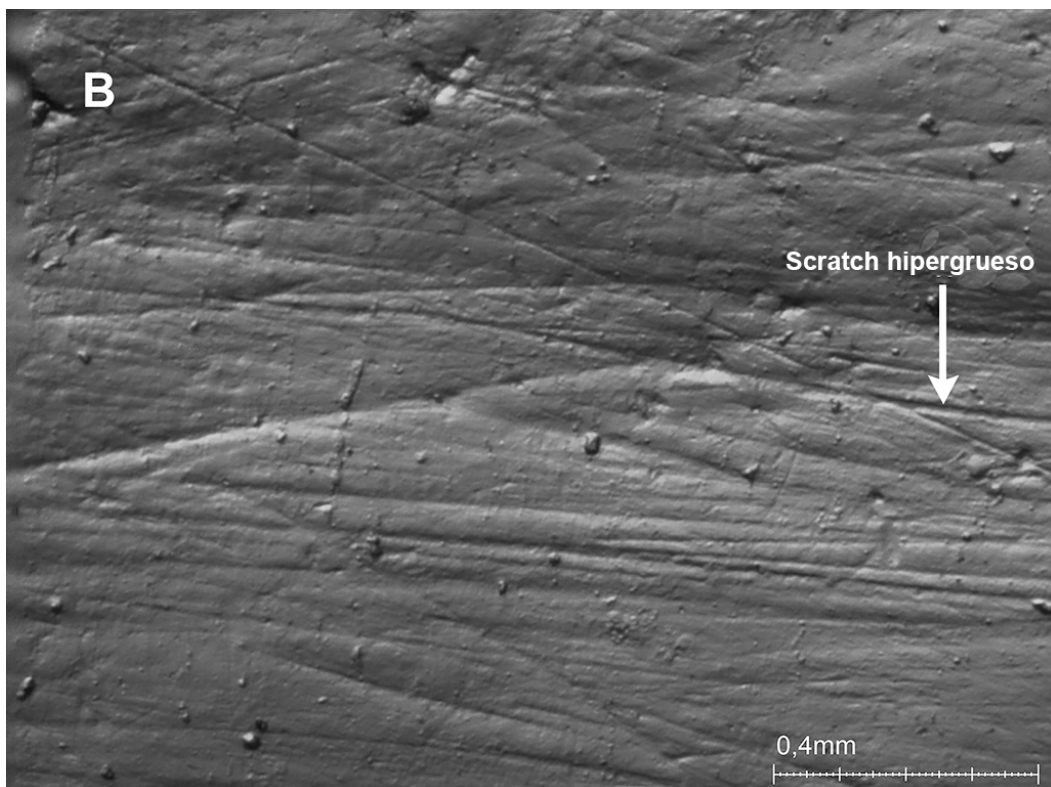
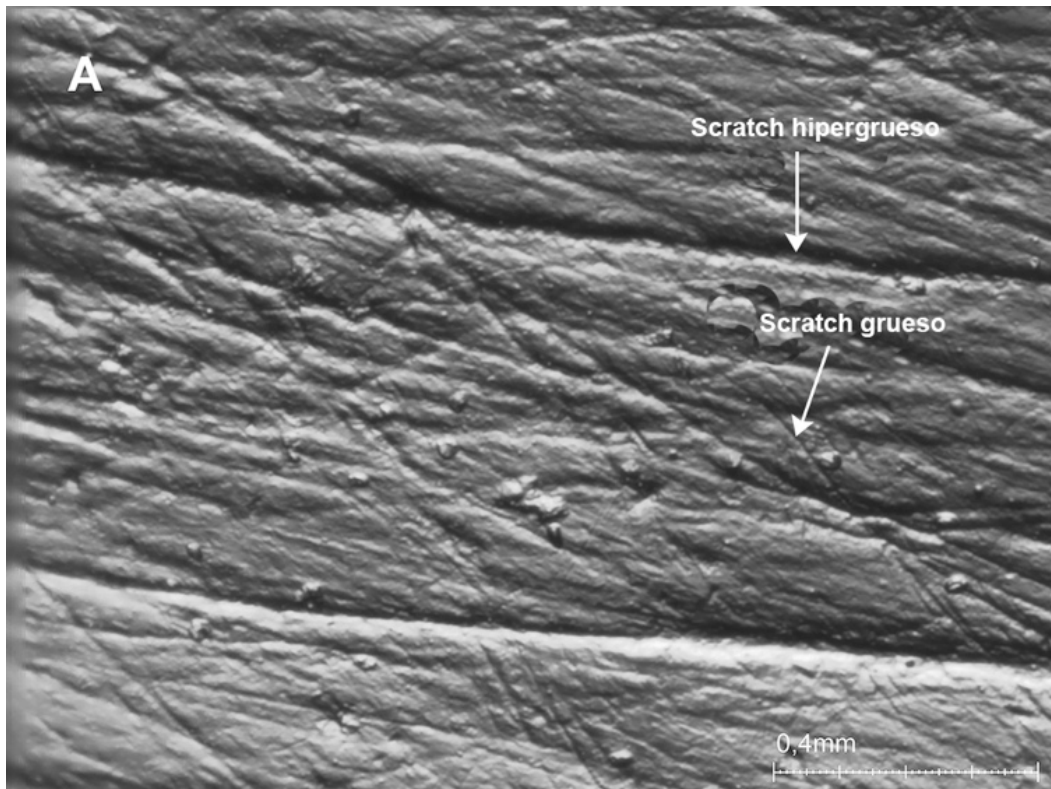
Tabla 13. Valores de la $\delta^{13}\text{C}$ en el colágeno (‰, V-PDB). Valores de la $\delta^{15}\text{N}$ (‰, AIR) en el colágeno. Los valores de isótopos estables de este estudio se analizaron junto con los valores de Aguilera (2010) y González-Guarda et al., (2017).

10.2.4. Análisis del microdesgaste dental

Algunos ejemplos de fotomicrografías del esmalte dental en *Notiomastodon platensis* con presencia de microdesgaste dental se pueden observar en la figura 42. El patrón general de las muestras estudiadas, generalmente muestran altos porcentajes de estrías gruesas e hipergruesas y bajos números de depresiones y estrías finas.

Los valores brutos de estrías y las depresiones se muestran en la tabla 14. En la tabla 15 se presenta un resumen estadístico de los resultados del

análisis del microdesgaste dental. Los valores medios de los números de depresiones y estrías muestran un amplio rango de variación en los gonfoterios (Centro–Norte = depresiones: $4,3 \pm 4$; estrías = 10 ± 4 , Centro–Sur = depresiones: $4,1 \pm 3$; estrías: $8,5 \pm 3$). Cuando se compara con los valores conocidos del número promedio de depresiones versus el número promedio de estrías por taxón para ungulados actuales (Solounias y Semprebon (2002), se observa que los promedios de los resultados de este estudio no caen en la categoría de los ramoneadores ungulados dominados por el consumo de hojas (Fig. 43). El Rango del Gruesor de los de los datos de estrías o SWS (*scratch width score* = 1,6) de los gonfoterios desde el área Centro–Norte caen ligeramente dentro del comportamiento pastador y dentro del comportamiento ramoneador de frutas. El SWS (1,8) de los gonfoterios del área Centro–Sur caen dentro de la dieta ramoneador de frutas (Fig. 44A) (Solounias y Semprebon (2002). Los altos porcentajes de estrías hiper-gruesas sugiere un comportamiento ramoneador (por ejemplo, el consumo de la corteza de árboles o ramas de plantas) (Solounias y Semprebon (2002). Cuando se compara el porcentaje de estrías que caen entre %0–17 (Fig. 44B) la dieta de los gonfoterios de ambas áreas analizadas aquí, corresponden a una dieta ramoneadora de hojas. Debido a que este último cálculo es más definitivo para delimitar un comportamiento de pastador o ramoneador (Semprebon et al., 2016); en consecuencia, los resultados de este estudio muestran una dieta ramoneadora de hojas en ambas áreas.



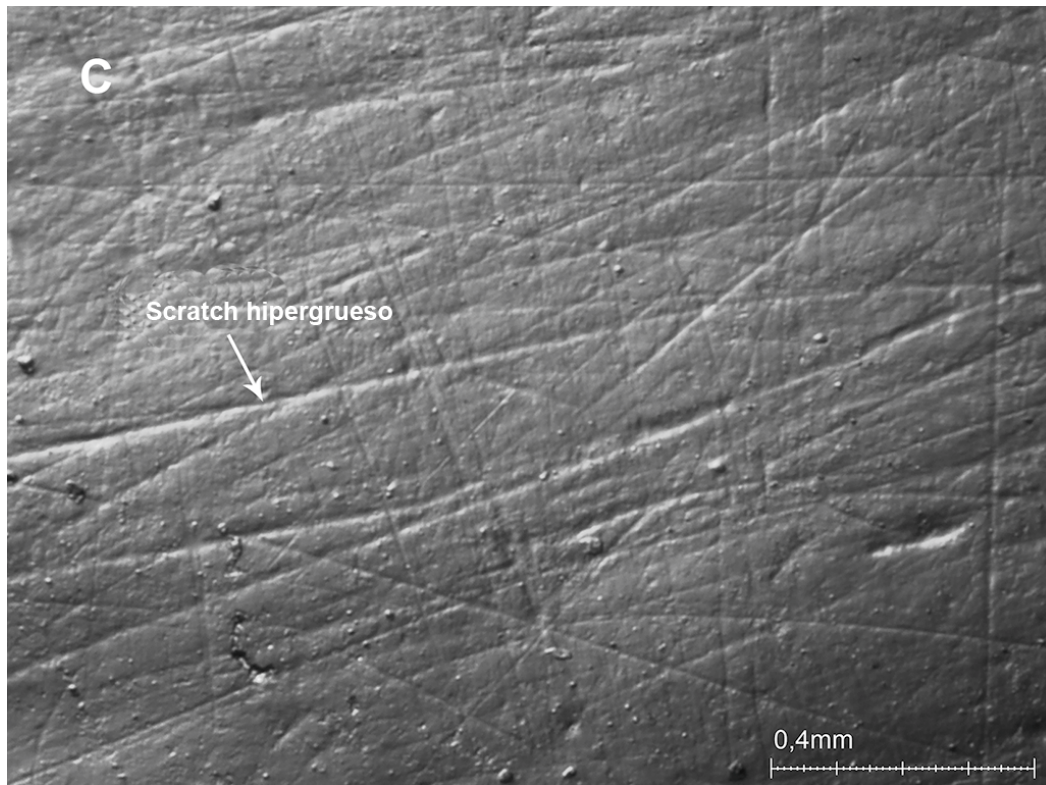


Figura 42. Fotomicrografías muestran la presencia de microdesgaste en el esmalte dental de los gonfoterios fósiles a 35 x magnificación. Algunos ejemplos: **A.** Un individuo de gonfoterio desde el sitio Lagunillas (SGO.PV.22) (33°S; Centro–Norte); **B.** Un individuo de gonfoterio desde el sitio Tagua Tagua (SGO.PV.47c) (34°S; Centro–Norte); **C.** Un individuo de gonfoterio desde el sitio Alto de Boroa (MRA2462) (38°S; Centro–Sur).

Muestra	Molar	Sitio/Latitud	Número de <i>pits</i>		Número de <i>Scratches</i>		SWS				FS + CS	HC (ausencia/presencia)
			SP	LP	FS	CS	F	Mx	C	HC		
SGO.PV. 267	M3	Quereo, 31°S	18		4	6			2		10	0
SGO.PV. 22	M3	Lagunillas, 33°S	3			3				3	3	1
SGO.PV. 28	Indet.	Algarrobo, 33°S	15		8	4		1			12	0
MUSA16 90	M3	Río Rapel, 33°S	2		6	3		1			9	0
MHNV (ncn)	M2/m 2	Casablanca, 33°S	4		11	3		1			14	1
SGO.PV. 47h	M2/m 2	Tagua Tagua, 34°S	2		5	7			2		12	1
SGO PV.1E	M3	Tagua Tagua, 34°S	3	12	6	4			2		10	0
SGO PV 47i	M3/m 3	Tagua Tagua, 34°S	4		2	7			2		9	1
SGO.PV. 47a	M3/m 3	Tagua Tagua, 34°S	2			4			2		4	1

SGO.PV. 47b	M3/m 3	Tagua Tagua, 34°S	2		13			1			13	0
SGO.PV. 47j	M3	Tagua Tagua, 34°S	5		11	1		1			12	0
SGO.PV. 13a	M3	Tagua Tagua, 34°S	3		7	6			2		13	1
SGO.PV. 47c	M3/m 3	Tagua Tagua, 34°S	6		17	2		1			19	1
SGO.PV. 46a	M3/m 3	Tagua Tagua, 34°S	5		13	3		1			16	1
SGO.PV. 46b	M3/m 3	Tagua Tagua, 34°S	2		5	5		1			10	1
SGO.PV. 47f	M3/m 3	Tagua Tagua, 34°S	3		4	5			2		9	1
SGO.PV. 47k	M2/m 2	Tagua Tagua, 34°S	4		3	4			2		7	1
SGO.PV. 48a	M1/m 1	Tagua Tagua, 34°S	3			10			2		10	0
SGO.PV. 256	M3/m 3	Tagua Tagua, 34°S	5		6	5			2		11	1
SGO.PV. 47l	M3/m 3	Tagua Tagua, 34°S	2	17	1	4			2		5	1
SGO.PV. 55	M3/m 3	Parral, 36°S	3		9	3			2		12	1
SGO.PV. 15a	M3/m 3	Parral, 36°S	2	4		4			2		4	1
SGO.PV. 15b	M3/m 3	Parral, 36°S	3		4	2			2		6	0
MRA246 2	M3	Alto de Boroa, 38°S	2		8	4			2		12	1
MRA246 1	M3	Alto de Boroa, 38°S	3		7	5			2		12	1
UACH PV MA 1	m2	Máfil, 39°S	4	6		4			2		4	1
UACH PV LP 13	m2	La Plata, 40°S	2	7	3	6			2		9	0
MHMOP/ MU/3B	Indet.	Mulpulmo, 40°S	3	9	4	5			2		9	1
MHMOP/ MU/5	M2/m 2	Mulpulmo, 40°S	3		6	8			2		14	1
MHMOPI /628	M2	Pilauco, 40°S	3		4	5			2		9	1
MHMOPI /627	M2	Pilauco, 40°S	4		4	5			2		9	1
UACH PV FR 22	Indet.	Frutillar, 41°S	4		1	3				3	4	1

MHAMM A02156	m3	Monte Verde, 41°S	2	3		6			2		6	1
MMC 5	M3	Castro, 42°S	5		4	4			2		8	1
MMC 6	m3	Castro, 42°S	15		3	3			2		6	1

Tabla 14. Datos brutos del análisis de microdesgaste mediante un estereoscopio para *Notiomastodon platensis* en Chile Central. SP = agujeros pequeños; LP = agujeros grandes; FS = estrías finas; CS = estrías gruesas. Se obtuvo puntuaciones en el *scratch width score* (SWS) al dar una puntuación de 0 a los dientes con estrías predominantemente finas (F) por superficie del diente, 1 a aquellos con una mezcla (Mx) de texturas finas y gruesas, de 2 a aquellos con estrías predominantemente gruesas por superficie del diente (C) y una puntuación de 3 a los dientes con estrías predominantemente hiper-gruesas (HC) por superficie del diente. HC (ausencia / presencia) = 0 a ausencia; y 1 a presencia.

Latitud	NTL	N	NPP	DEPP	NPS	DEPS	%PPG	SWS	%SH	%0-17
31°–36°S (Centro– Norte)	7	23	4.3	4	10	4	14	1.8	68	95
38°–42°S (Centro– Sur)	8	12	4.1	3	8.5	3	33	2	92	100

Tabla 15. Resultados del análisis del microdesgaste dental para los gonfoterios agrupados latitudinalmente. Abreviaturas: NTL = número total de localidades; N = tamaño de la muestra; NPP = número promedio de *pits*; DEPP = desviación estándar del promedio de *pits*; NPS = número promedio de *scratches*; DEPS= desviación estándar promedio de *scratches*; % PPG = porcentaje de individuos con *pits* grandes; SWS = *Scratches Width Score*; % SH = *scratches* hipergruesas; % 0-17 = porcentaje de *scratches* de 0 a 17 por muestra.

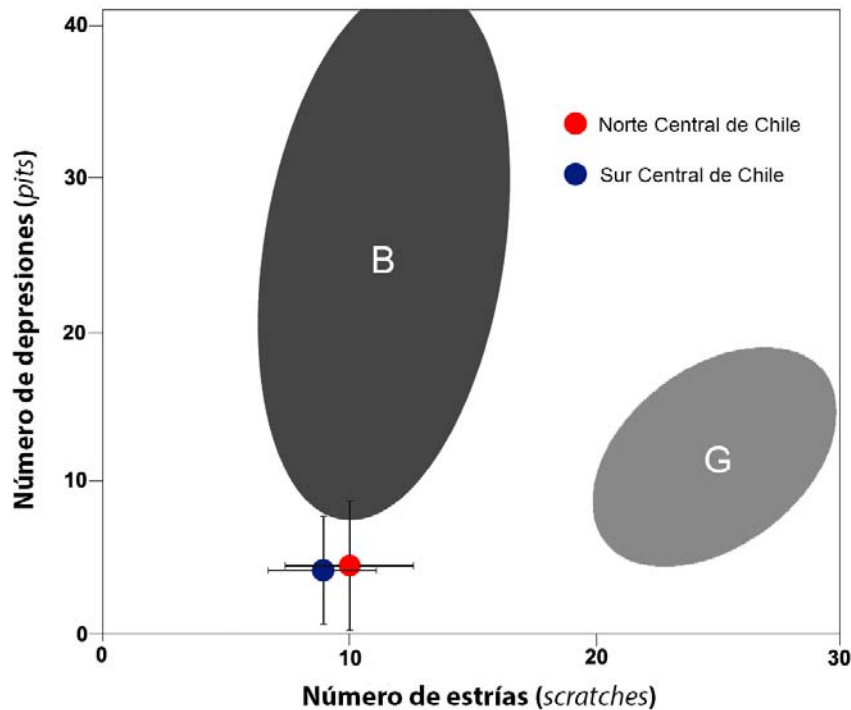


Figure 43. Se observa un *plot* bivariado del número promedio de depresiones (*pits*) y estrías (*scratches*) en muestras de los gonfoterios. Las barras corresponden a la desviación estándar (± 1 d.e.) para las muestras fósiles. Las áreas grises corresponden a las Elipses de Confianza Gaussiana ($p = 0,95$) en el centroide para los ramoneadores de hojas (B = *browser*) y pastadores (G = *grazer*) actuales (Solounias y Semprebon (2002).

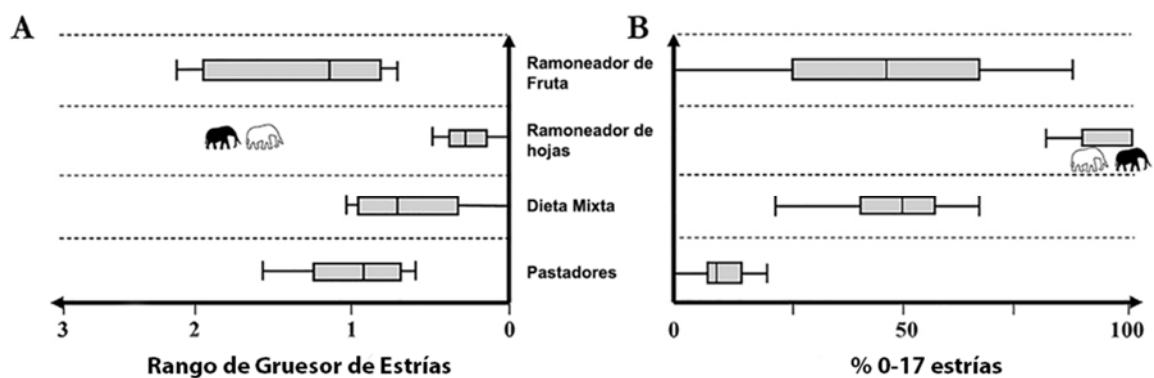


Figura 44. Ubicación de los gonfoterios dentro del rango dietario que se ha establecido para los mamíferos herbívoros terrestres. **A.** Rango del Grosor de las Estrías (SWS; *Scratch Width Score*). Este rango está basado en los rangos para ungulados actuales en diferentes grupos tróficos. **B.** % de individuos por taxon que contienen entre 0 y 17 (estrías) *scratches*, corresponden a individuos ramoneadores (*browsers*). Si el recuento incluye más de 17,5 estrías, los individuos corresponden a padores (*grazers*) (Solounias y Semprebon, 2002). La silueta del gonfoterio de color blanco corresponde a la muestra del Centro-Norte de Chile, y la silueta del gonfoterio de color negro corresponde a la muestra del Centro-Sur de Chile.

10.2.5. Análisis de los microfósiles desde el cálculo dental

El cálculo dental analizado incluyó fitolitos, gránulos de almidón, espículas de esponja y fragmentos de diatomeas. El tipo más abundante de microfósiles presentes en el cálculo dental fueron los fitolitos.

Los gonfoterios consumieron una mayor cantidad de elementos arbóreos (Fig. 45). Los fitolitos dicotiledóneos (Fig. 45) fueron comunes en todas las muestras, lo que apoya la interpretación que *Notiomastodon platensis* consumió plantas leñosas. Las traqueidas observadas en las muestras UACHPVLP14, UACHPVTR1 y SGOPV47h son un carácter de diagnóstico para las coníferas (Asevedo et al., 2002). La presencia de fitolitos de las familias Poaceae y Cyperaceae (Fig. 45), evidencian un consumo mixto de plantas leñosas y hierbas. Se encontraron fitolitos de hierbas, incluyendo células cortas identificadas como procedentes de las subfamilias Pooideae y Bambusoideae. Otros fitolitos de hierba incluyeron tricomas, bulliformes y células largas (Fig. 46). Sólo las muestras UACHPVCHO01 y UACHPVTR1 muestran un fuerte consumo de plantas herbáceas. Los elementos secundarios como espículas de esponja y diatomeas probablemente fueron ingeridos por casualidad (Asevedo et al., 2002), pero sugieren la alimentación en ambientes lacustres. SGO.PV.47c presenta una alta cantidad de estos elementos secundarios así como conos de Cyperaceae (Tabla 16).

Localidades y latitud	Muestra	Molar	% Arbóreo	% Arbustos	% Hierbas	% Cyperacea	Nº Diatomeas/e pículas
Quereo, 31°S	SGO PV 267	m3	96,6		3,4	0	0
Illapel, 31°S	SGO PV 40	M2	100		0	0	1
Lagunillas, 33°S	SGO PV 22	M3	45	0	41	14	3
Algarrobo	MUSA354a	Indet.	75.5	3	21	0	1
Algarrobo	MUSA354b	Indet.	76	5	19	0	0
Casablanca, 33°S	MNHV (ncn)	M2/m2	25	7	68	0	107
Tagua – Tagua, 34°S	SGO PV 47a	M3	81,8		16,8	1.4	4
	SGO PV 47b	M3/m3	67,6	20	13,4	0	2
	SGO PV 47c	M3/m3	26	22	32	20	240
	SGO PV 47f	M3/m3	100		0	0	0
	SGO PV 47g	M3/m3	67,7		33,3	0	0
	SGO PV 47h	M2/m2	92,6	0,22	6,2	0	0
	SGO PV 47i	M3/m3	100		0	0	0
	SGO PV 47j	M3	73,5		24,5	2,5	28
	SGO PV 47k	M2/m2	90.7	1,33	8	0	14
	SGO PV 47l	M3/m3	98.4	1,6	0	0	0
	SGO PV 256	M3/m3	100		0	0	0
Parral, 36°S	SGO PV 15 ^a	M3/m3	80.9	4,8	14,3	0	0
Chan Chan, 39°S	UACH PV CHA 01	M3	100%	0	0	0	0
El Trébol, 39°S	UACH PV TR 1	m3	48.7	4,7	46,6	0	0
	UACH PV TR 18	m3	82.6		17,4	0	0
Choroico, 40°S	UACHPVCHO01	M3	53	4,1	42,1	0	2
San Pablo de Tramalhue, 40°S	SGO PV 43	M3	86.2	3,6	10,2	0	89
La Plata, Futrono, 40°S	UACH PV LP 13	m2	79.9	13,4	6,7	0	0
	UACH PV LP 14	m2	63.3	36,7	0	0	0
	UACH PV LP 15	m2	84.8	2,2	13	0	0
	UACH PV LP 16	m2	83.4		16,6	0	0
Rio Bueno, 40°S	SGO PV 44	M3	83.2	5,8	11	0	0

Tabla 16. Datos brutos del análisis de los microfósiles desde el cálculo dental. Se observa los porcentajes de fitolitos arbóreo/arbustivo/hierbas; número de diatomeas/espículas de esponja; concentración de microfósiles (Modificado desde González-Guarda et al., 2018).

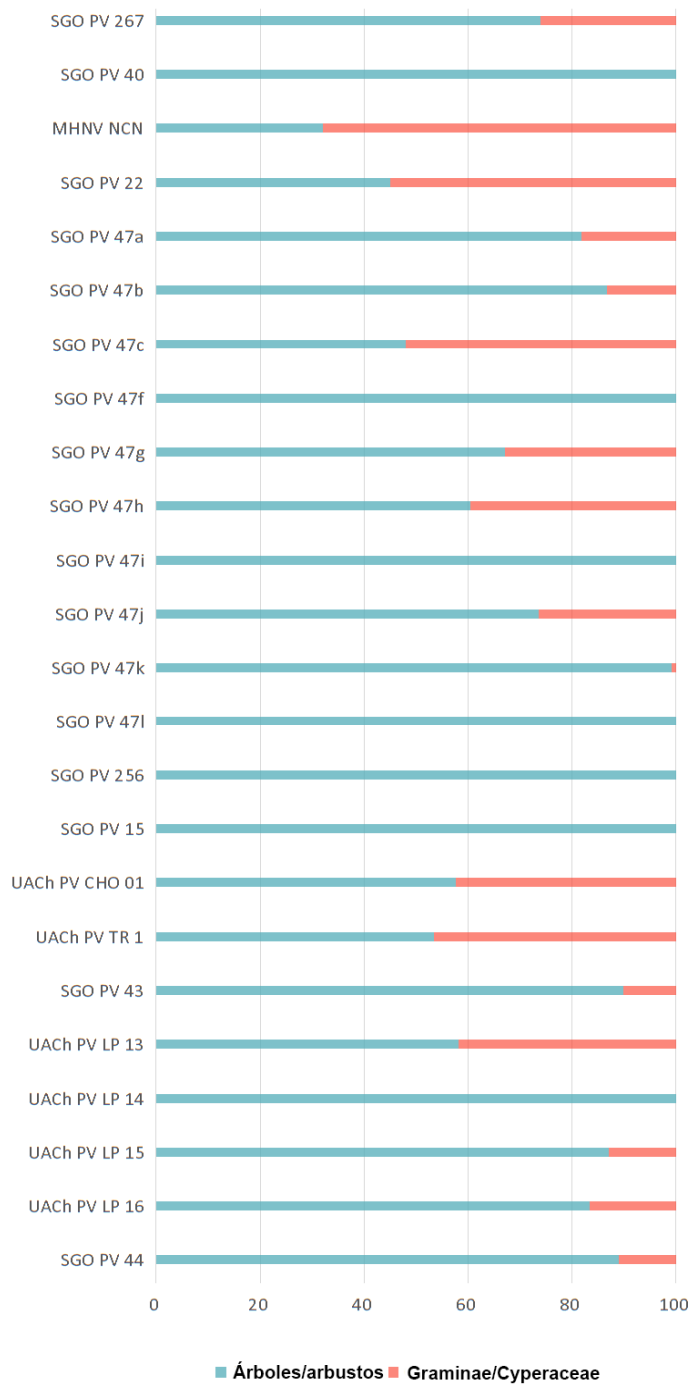


Figura 45. Relación de abundancia entre los elementos arbóreos y arbustivos (color azul claro) y los elementos no arbóreos (color rojo) basados en el análisis de los microfósiles desde el cálculo dental en los gonfoterios chilenos seleccionados (Tomado de González-Guarda et al., 2018).

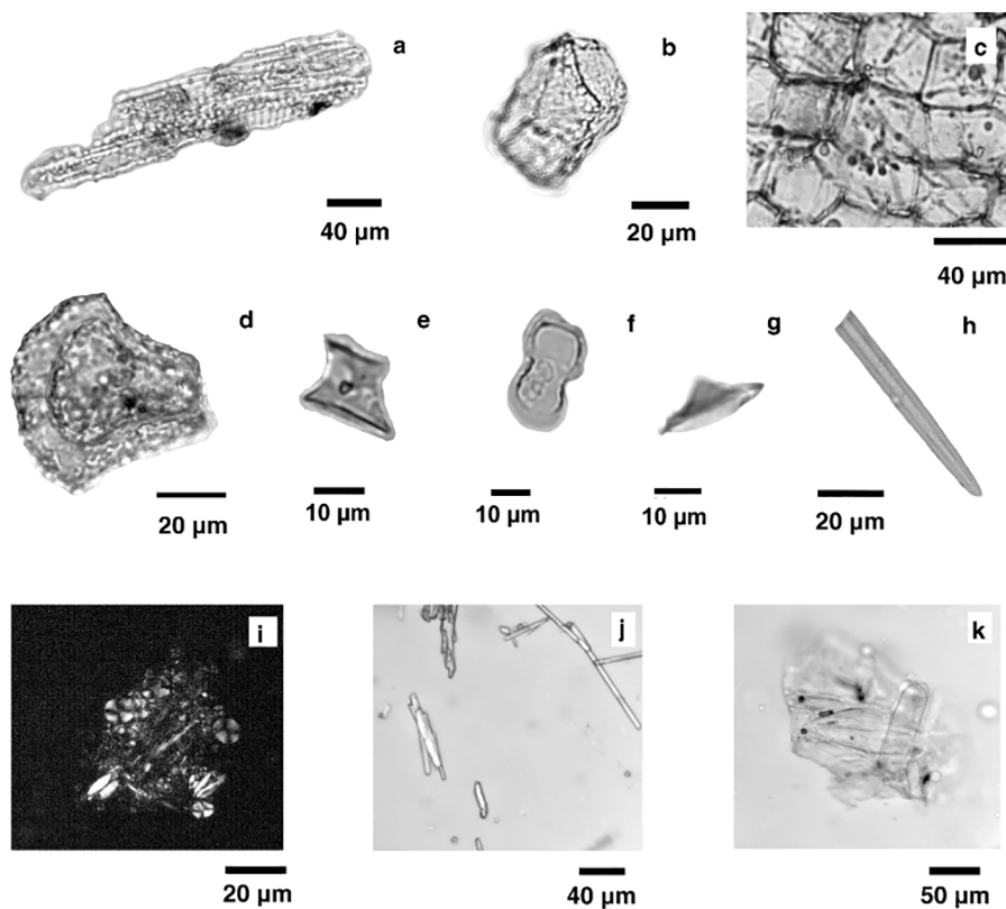


Figura 46. Microfósiles de plantas recuperadas a partir del cálculo dental de gonfoterios: Morfotipos arbóreos: a) traqueidas; b) poliédrico; c) poligonal. Morfotipo Poaceae: d) bulliforme; e) rondel; f) bilobado. Morfotipo de ciperáceas: g) forma de cono. Otros microfósiles: h) espículas de esponja; i) almidón; j) rafides (cristales de oxalato de calcio) y k) diatomeas (Obtenido de González-Guarda et al., 2018).

10.2.6. Discusión

La interpretación obtenida desde el enfoque *multiproxy* llevado a cabo en los molares de los gonfoterios de Chile Central (31°–42°S), es coherente con una dieta ramoneadora y la presencia de vegetación C₃, caracterizada por

áreas mésicas semi-abiertas y un bosque de dosel cerrado durante el Pleistoceno Superior.

Al comparar los resultados isotópicos de Chile con los obtenidos en otras regiones de América del Sur (Fig. 47), encontramos que la dieta de los gonfoterios parece estar más influenciada por la disponibilidad de recursos que por el rango potencial de la dieta de los taxones. En este contexto, si bien nuestros resultados concuerdan con la función de la morfología del molar bunodonte (ramoneadora), se puede observar que este tipo de morfología no restringió el comportamiento dietario de la mayoría de los gonfoterios de América del Sur (Domingo et al., 2012). Esto también se demuestra en los estudios de microdesgaste dental y el cálculo dental realizados en Brasil, que muestran una dieta de alimentación mixta C₃-C₄ (Asevedo, 2015), lo cual es consistente con un estudio isotópico en la misma área (Dantas et al., 2017).

Sin embargo, desde la región Norte–Central, en los gonfoterios con los valores más positivos (cerca del umbral superior del valor de -9,5 ‰), los *proxies* no isotópicos todavía siguieron mostrando una dieta ramoneadora. Desde esta lógica, futuros estudios *multiproxies* en otras regiones en América del Sur, por ejemplo en la Región Pampeana, que contienen una extraordinaria fauna de grandes mamíferos durante el Pleistoceno final, podrían mostrar evidencia similar a la registrada en el Norte–Central de Chile. Esto demuestra el alto potencial de combinar diferentes tipos de *proxies* dietarios en taxones de mamíferos para lograr una perspectiva más profunda del uso de los recursos por parte de los animales.

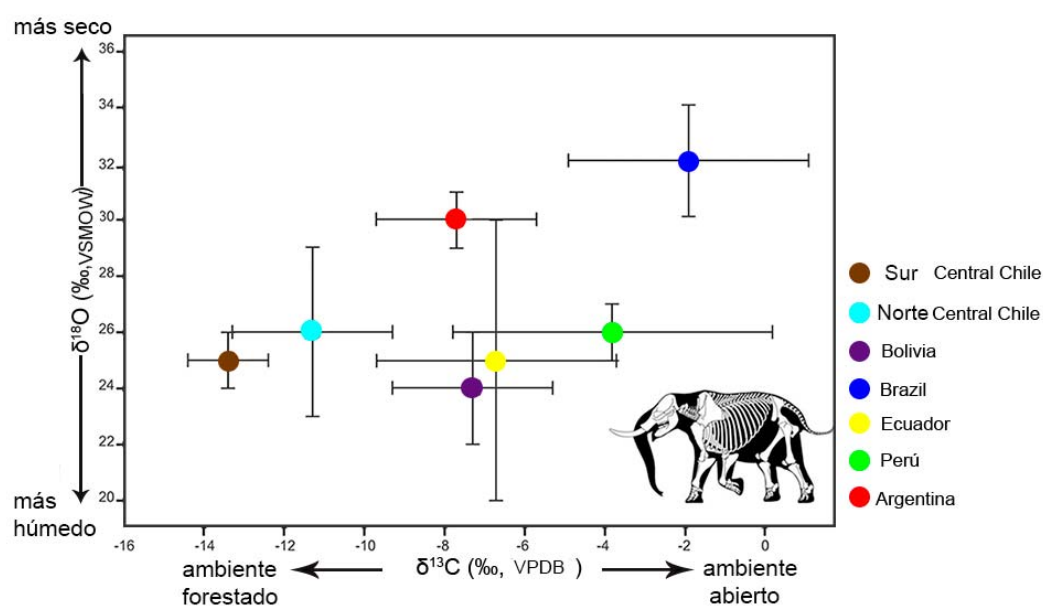


Figura 47. Valores promedio de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ (‰, V-PDB) y $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ (‰, V-SMOW) (± 1 desviación estándar) de los gonfoterios de Chile. Se observa una comparación con los resultados isotópicos de otros sitios de América del Sur (Domingo et al., 2012; Dantas et al., 2017). Es notable los bajos valores en la $\delta^{13}\text{C}$, representados por los gonfoterios chilenos en comparación con los especímenes de otras localidades de América del Sur.

10.2.6.1. Área Centro–Norte

Los valores isotópicos del área, aunque presentan una gran variabilidad, exhiben tendencias; los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ tienden a ser más negativos (con respecto al contexto de América del Sur), los valores de la $\delta^{18}\text{O}$ tienden a ser intermedios y los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ son de los más altos a escala regional (Fig. 48). Por el contrario, la interpretación de las muestras analizadas por el microdesgaste dental y el cálculo dental exhiben un comportamiento ramoneador. Por tanto, una primera interpretación del paisaje del área, sería: un hábitat en mosaico mayoritariamente méxico, con árboles y arbustos y pastizales C_3 , aunque muchos valores de la $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{15}\text{N}$ indicarían un ambiente

más xérico. Sin embargo, el microdesgaste dental y el cálculo dental muestran no solo un ambiente de arbustos, sino que la gran mayoría de los especímenes exhiben la presencia de árboles (Tabla 16). Esta variabilidad puede entenderse de mejor manera, de acuerdo a las muestras que se discuten a continuación.

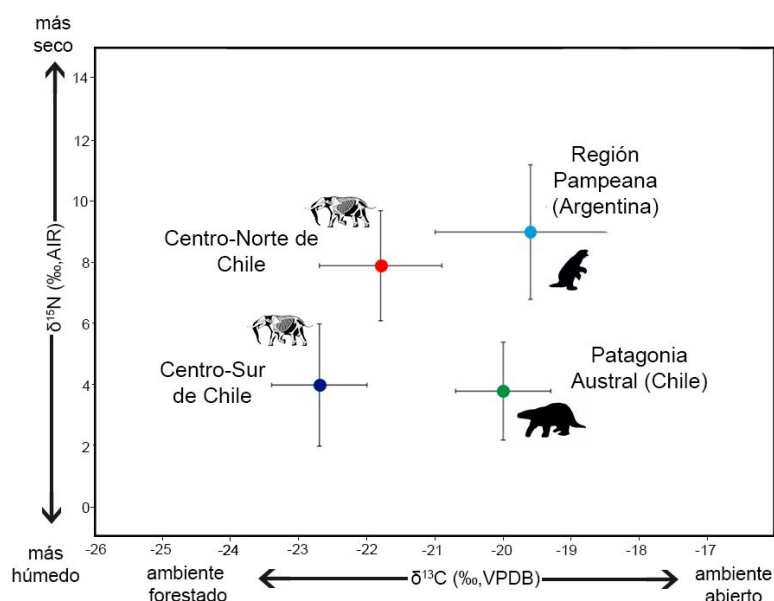


Figura 48. Valores promedios de los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ (‰, V-PDB) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰, AIR) (± 1 estándar desviación) de los gonfoterios de Chile. Es para destacar el gradiente latitudinal registrado por los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en el colágeno entre el área Centro–Norte (color rojo) y Centro–Sur (color azul). Los valores medios de la $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los herbívoros desde la Región Pampeana (rango = 24.732 ± 112 – 12.155 ± 70 A.P) (Bocherens et al., 2016) y Patagonia Austral (14.870 ± 70 – 10.310 ± 160 A.P) (Prevosti y Martin, 2013) son incluidas en la figura.

El gonfoterio del sitio Quereo (31°S) (12.980–12.700 años cal A.P, 2 σ), es consistente con un entorno desde áreas abiertas a áreas arboladas y húmedas. Su valor de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ está cerca del límite -9,5 ‰ (Fig. 33) lo que indicaría un entorno más abierto y menos húmedo. Con respecto a los valores de colágeno, estos indicarían un ambiente muy árido (Drucker et al., 2003). La temperatura media anual estimada en este estudio (17°C) es cercana

a la obtenida a partir de las estimaciones de temperatura de la superficie del mar durante el Pleistoceno Superior (30°S) (Kaiser et al., 2008), mientras que el valor de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ y los valores promedios de la de precipitación anual fueron similares a los registrados en la Estación Meteorológica de Valparaíso (clima semi-árido; ver Fig. 10)

Los análisis de polen permitieron a Villagrán y Varela (1990) y Maldonado et al., (2010) llevar a cabo una reconstrucción paleoambiental en el área Quereo. Estos autores detectaron condiciones más húmedas que el presente hasta 11.200 años cal A.P. Respecto a los *proxies* no isotópicos, el microdesgaste dental y el análisis de los microfósiles desde el cálculo dental indican una dieta ramoneadora, lo cual podría estar indicando humedad. Sin embargo, a la luz de este estudio *multiproxy*, el gonfoterio vivió en un clima con un ambiente similar al de las condiciones modernas (más árido que la Última Terminación Glacial) con predominio de un estrato forestal y arbustivo adaptado a condiciones semiáridas. En este contexto, se podría aplicar el mismo razonamiento a la muestra del sitio de Illapel (31°S), porque exhibe valores isotópicos similares ($\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$) en comparación con la muestra del gonfoterio de Quereo. Además, ambos presentaron el 100% de fitolitos con morfotipos de árboles.

Un poco más al sur, los valores de isótopos estables del gonfoterio de Casablanca (33°S) (Pleistoceno / Holoceno) mostraron un ambiente xérico y cálido (Tabla 1). Además, el análisis en los microfósiles desde el cálculo dental mostró el consumo mayoritario de hierbas (Tabla 16). Este individuo estaría indicando la probabilidad de registrar una dieta de pastoreo en la megafauna hacia el final del Pleistoceno Superior; debido al aumento de pastizales para la

época. Sin embargo, el análisis del microdesgaste dental mostró una mezcla de estrías finas y gruesos, aunque el bajo número de estrías y la presencia de estrías hipergruesos sugieren un comportamiento ramoneador en algún período de la vida del gonfoterio de Casablanca.

Esta última interpretación está de acuerdo con otros gonfoterios desde la misma área. El gonfoterio del sitio Lagunillas (33°S) indicó alimentación mixta (árboles y hierbas) (desde análisis de los microfósiles desde el cálculo dental) y un comportamiento ramoneador (desde análisis del microdesgaste dental). Los gonfoterios de los sitios Rapel y Tierras Blancas (33°S) (Pleistoceno / Holoceno) podrían haber estado alimentándose en un bosque cerrado de acuerdo con la señal $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$, y vivieron en condiciones cálidas de acuerdo con los valores medios de la temperatura anual (Tabla 1). El gonfoterio del sitio Rapel (desde el análisis del microdesgaste dental) y el gonfoterio desde el sitio Algarrobo (desde análisis del microdesgaste dental y análisis de los microfósiles desde el cálculo dental) muestran una dieta ramoneadora, aunque, probablemente, bajo un ambiente más cálido y seco. Quizás, el registro de la dieta ramoneadora está relacionada con, tal como ocurre hoy en día a lo largo de la costa del Centro–Norte; la fuerte influencia oceánica determina un nivel de humedad permanentemente alto (Luebert y Plischoff, 2006), dando lugar a parches de bosques caducifolios y perennifolios en Chile Central cerca de la costa (32°–34°S); los cuales corresponden a remanentes de bosques encontrados a lo largo de la costa durante el Pleistoceno Superior (Valero-Garcés et al., 2005). Además, la orografía montañosa desde las zonas costeras a la Cordillera de los Andes entre 31°–33°S (por ejemplo, los valles transversales) (ver figura 10), hoy dominada por el bioclima xérico-oceánico

mediterráneo, exhibe una variedad de pisos de vegetación, desde matorral del desierto hasta bosque esclerófilo. Esta característica orográfica puede haber permitido la permanencia de los bosques pantanosos y humedales costeros en el Holoceno temprano entre 31°–32° S, no solo debido a la condensación de la niebla oceánica, sino también debido al agua meteórica proveniente de las áreas continentales (Maldonado, 2013). Por tanto, a pesar del aumento significativo de los pastizales, al menos hasta 8700 años cal A.P (Maldonado, 2013), las características orográficas y oceanográficas permitieron microhábitats tipo bosque (parecidos a "refugios interglaciales"). Esta heterogeneidad ambiental nos permite especular que – tal como los modernos elefantes – los gonfoterios pudieron haber comido hierbas, hojas y corteza de árboles estacionalmente (Cerling et al., 2009). En temporadas secas, el consumo de corteza de árbol se ha deducido desde el análisis del microdesgaste dental (altos porcentajes de estrías hiper-gruesos) (Semprebon et al., 2004).

Las muestras del sitio Tagua Tagua (34°S) y el sitio Parral (36°S) mostraron un patrón ambiental y de dieta que está de acuerdo con la persistencia de un paisaje boscoso hasta 13.800 años cal A.P (Valero-Garcés et al., 2005). Además, los especímenes apuntan a una dieta ramoneadora. Sumado a esto, la mayoría de las muestras presentaron una precipitación media anual por sobre los 1000 mm / año. Así, dos muestras muy informativas del sitio Tagua Tagua pueden estar reflejando el entorno más aproximado para la Última Terminación Glacial: las muestras SGO.PV.47k (13.810–14.520 años cal. A.P; 2 σ) y SGO.PV.256 (13.420–13.720 años cal. A.P, 2 σ) están vinculados a un entorno de pastizal C₃, arbolado y mésico, mientras que

también coincide con una dieta ramoneadora. Además, podemos estimar una temperatura media anual similar a la temperatura superficial de la Última Terminación Glacial ($\sim 18^{\circ}\text{C}$) (Kim et al., 2002; Kaiser et al., 2005). Sin embargo, como se observó en todas las muestras del área Centro–Norte, sus valores relativamente altos de la $\delta^{15}\text{N}$ podrían haber estado reflejando cierto grado de aridez. Afortunadamente, este estudio *multiproxy* nos ayuda a distinguir con mayor precisión el hábitat de los gonfoterios del sitio Tagua Tagua; un ambiente húmedo y boscoso. A pesar de este patrón, hay algunas muestras (desde el Pleistoceno / Holoceno) del sitio de Tagua Tagua que mostraron cierto grado de variabilidad en la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ (Tabla 1). La muestra SGO.PV.688 cayó dentro de un entorno arbolado de baja densidad a pradera mélica C_3 , sin embargo, tiende a un ambiente más frío y más boscoso (Tabla 1). La muestra SGO.PV.TT2b indicó un entorno arbolado más abierto a pradera xérica de vegetación C_3 , con una temperatura media anual, $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$, y un valor de la precipitación media anual que mostró un ambiente típicamente glacial; es decir, seco y frío. Esta muestra podría estar mostrando un ambiente glacial o podría reflejar el acceso a fuentes de agua provenientes del deshielo de los Andes. Hoy en día, la nieve derretida de la cubierta de la Cordillera de Los Andes es la principal fuente de agua potable y riego del área Norte Central durante la estación seca (verano).

El espécimen SGO.PV.47c1 mostró áreas áridas con vegetación abierta $\text{C}_3\text{--C}_4$. La temperatura media anual estimada y los valores promedio de las precipitaciones anuales respaldan las condiciones áridas (Tabla 1). Deducido desde el análisis de los microfósiles desde el cálculo dental, durante la etapa final de su vida, este gonfoterio mostró un ambiente de humedal, asociado a

árboles, arbustos y hierbas. Esta muestra también mostró el mayor número de estrías finas desde la base de datos del microdesgaste dental, aunque la presencia de estrías gruesas e hiper-gruesas podrían indicar una dieta de alimentación mixta, que concuerda con un porcentaje equilibrado de elementos de árboles, arbustos y hierbas registrados desde el análisis de los microfósiles desde el cálculo dental. Al igual que algunos gonfoterios desde el Centro–Norte, que consumieron el taxón Cyperacea, la muestra SGO.PV.47c1 no mostró evidencia de que los humedales hayan empobrecido el valor de $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ (Kohn, 2010). Por tanto, este gonfoterio muestra una variabilidad en la dieta a lo largo de su vida; desde áreas abiertas a humedales. Probablemente, este individuo estaría reflejando la transición del Pleistoceno / Holoceno (Fig. 49).

En resumen, el enfoque *multiproxy* aplicado a los gonfoterios desde el Centro–Norte es indicativo de i) una alta variabilidad climática durante el Pleistoceno Superior al Holoceno; ii) una tendencia hacia un hábitat en mosaico dominado por áreas arboladas C_3 de cobertura variable de árboles y arbustos; y iii) un comportamiento global basado en una dieta ramoneadora, aunque también se pudo observar un cierto grado de pastoreo a partir de los *proxies*.



Figura 49. Reconstrucción del sitio Tagua Tagua (34°S) durante algún momento del Holoceno temprano. Se observa el nivel hídrico más bajo de la Laguna Tagua Tagua durante los últimos 30.000 años (Valero-Garcés et al., 2005).

10.2.6.2. Área Centro-Sur de Chile

Los resultados de las muestras del área Centro–Sur de Chile (Fig. 50) se discutirán con más detalle, debido a que presentan un mayor control cronológico que el área Centro–Norte. Además, la Nordpatagonia Occidental representa uno de los lugares más estudiados desde el punto de vista paleoclimático y paleoambiental de América del Sur.

Los valores intermedios de la $\delta^{18}\text{O}$, bajos en la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito/colágeno}}$ y bajos en la $\delta^{15}\text{N}$ concuerdan con un ambiente parecido a un interglaciar dominado por plantas C_3 y con una significativa cobertura boscosa (Drucker et al., 2008). De esta forma, en la Nordpatagonia Occidental de Chile, este "patrón" isotópico es más compatible con los resultados de los estudios del análisis del microdesgaste dental y el análisis de los microfósiles del cálculo dental.

Específicamente, este último *proxy* mostró la presencia de las subfamilias Pooideae y Bambusoideae (específicamente el taxón *Chusquea* sp.), lo que indica que los gonfoterios estaban alimentándose en un ambiente templado similar al de hoy en día (Fig. 51).

Debido a que hay una referencia isotópica moderna de la vegetación en una parte de la Nordpatagonia (39°–40°S), sumado a que los antecedentes sobre los constituyentes químicos del agua meteórica, desde la Nordpatagonia, han indicado que esta área reflejaría una de las aproximaciones más cercanas a las condiciones pre-industriales en todo el mundo, por consiguiente, podemos comparar con mayor fiabilidad, estos datos, con la información *multiproxy* recuperada desde los gonfoterios.

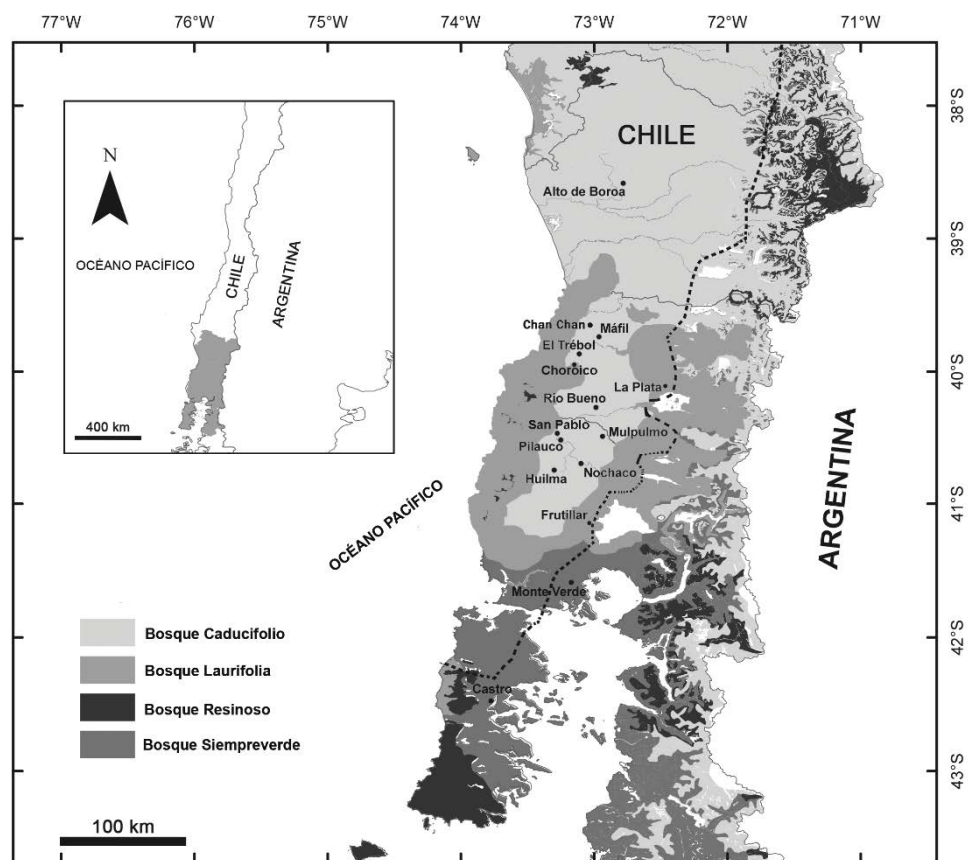


Figura 50. Localidades estudiadas en el área Centro–Sur. Además, se observa la actual vegetación del área de estudio.

Cuando se aplica la discriminación trófica del valor de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{colágeno}}$, dieta-tejido ($\sim 5\text{‰}$), el valor de la $\delta^{13}\text{C}$ del promedio de la vegetación fue $-27,7 \pm 0,7\text{‰}$. El valor promedio de la $\delta^{13}\text{C}$ coincide con el valor umbral que delimita las condiciones de ambientes forestados y más abiertos ($\sim -27,5\text{‰}$). Este valor está dentro del rango obtenido para la vegetación arbustiva y forestal: $-40,2\text{‰}$ a $-27,9\text{‰}$ (este estudio). Cuando se aplica la discriminación trófica de dieta-tejido en el valor de la $\delta^{15}\text{N}$ ($\sim 3\text{‰}$), la vegetación promedio de los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ fue de $1 \pm 2,1\text{‰}$. Esta variabilidad concuerda con los valores en la vegetación forestal que van desde $3,5\text{‰}$ hasta $-9,9\text{‰}$ (este estudio). Este rango corresponde a las plantas que no fijan nitrógeno, plantas fijadoras de nitrógeno o plantas que crecen en asociación con micorrizas en áreas donde la precipitación es mayor de 1000 mm / año (Fox-Dobbs et al., 2008). Con respecto a la vegetación promedio, los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ ($\sim -28\text{‰}$), obtenidos desde la discriminación trófica entre la dieta y el tejido animal, respecto a los musgos y líquenes, son inferiores a lo esperado (por ejemplo, Fox-Dobbs et al., 2008). Además, los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ no muestran diferencias significativas entre las plantas que fijan nitrógeno y las plantas que no fijan nitrógeno; excepto la especie de liquen *Stereocaulon ramulosum* que presentó el valor más alto de la muestra ($-27,8\text{‰}$). Por tanto, la combinación de la vegetación estimada en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ sugiere que la megafauna de la Nordpatagonia habría forrajeado en un ecosistema compuesto de arbustos y árboles con parches de pastos y juncias. Sin embargo, el análisis del microdesgaste dental y el análisis de los microfósiles del cálculo dental indican que los gonfoterios consumieron vegetación arbórea (Tabla 16).

Con respecto a los valores de la $\delta^{13}\text{C}$, estos son consistentes con el establecimiento del bosque lluvioso de la Nordpatagonia ya a partir de los

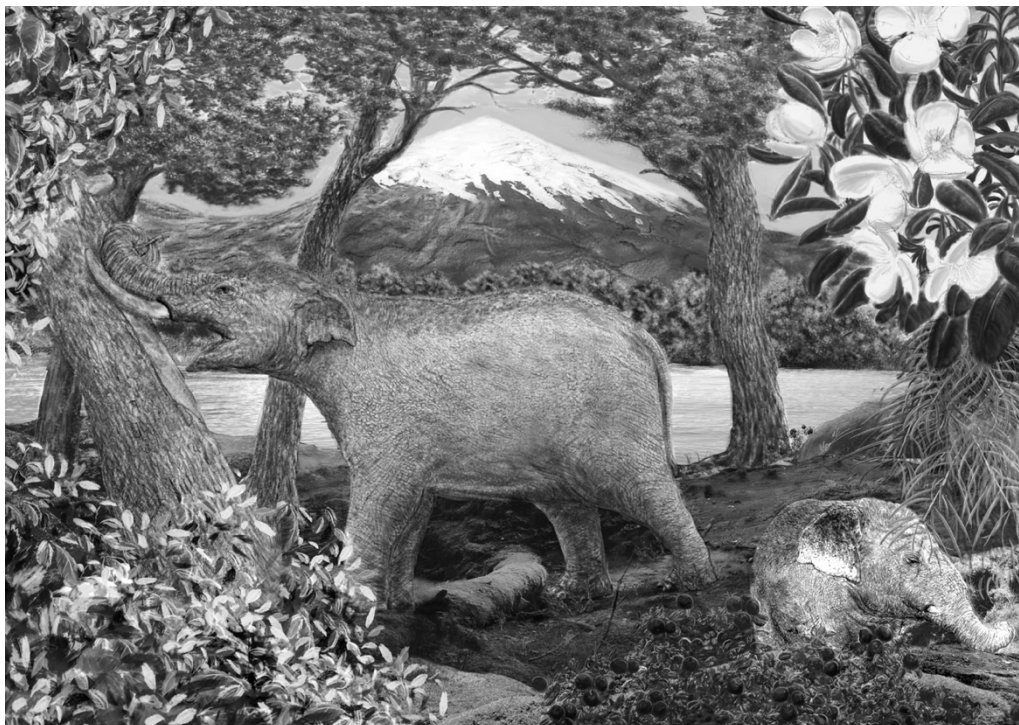


Figura 51. Reconstrucción de dos gonfoterios alimentándose de la vegetación arbórea en la Nordpatagonia Occidental de Chile. Al fondo el volcán Osorno, Décima Región de Los Lagos (por Eloy Manzanero).

16.800 años cal A.P (Moreno et al., 2015). Al calcular la precipitación media anual, se observa una gran variabilidad (aunque dentro de un contexto de alta humedad); probablemente debido a las diferencias cronológicas correlacionadas con la serie de eventos climáticos durante la Última Terminación Glacial / Holoceno temprano. La temperatura media anual de las muestras que poseen fechado radiocarbónico, es concordante con las temperaturas calculadas desde los registros marinos (ver Fig. 12); excepto la temperatura media anual (23°C) desde el sitio Pilauco (MHMOPI / 628) (13.240-15.640 años cal A.P, 2σ). Esta muestra es interesante porque

proviene de un sitio caracterizado por una mayor abundancia de elementos no arbóreos. Además, los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ son altos en las muestras de los gonfoterios del sitio Pilauco (González-Guarda et al., 2017). Sin embargo, el espécimen MHMOPI / 628 muestra una dieta ramoneadora, y el valor de $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ indica un entorno más cercano a zonas cerradas (Tabla 1). Este escenario nos obliga a reflexionar sobre la importancia de las perturbaciones que los megamamíferos ejercieron sobre el paisaje, y posteriormente, el efecto en los valores isotópicos en las comunidades de plantas que caracterizan la Nordpatagonia Occidental de Chile.

Durante el Último Máximo Glacial, en la Nordpatagonia Occidental, el clima fue frío y húmedo, caracterizado por el aumento de las hierbas adaptadas a la alta humedad y resistentes al frío, y a la presencia de comunidades magallánicas de páramo (*Moorland Magellanic*). Sin embargo, intercaladamente, en algunos momentos el clima cambió a mas frío y seco, caracterizado por el aumento del ensamble de la vegetación Graminae-Compositae (ver Fig. 12). Por tanto, deberíamos esperar que la dieta de los gonfoterios tuvieran una señal más pastadora (*grazing*). Sin embargo, se han detectado episodios de corta duración caracterizados por un clima menos húmedo y más cálido; por ejemplo, entre 22.600–21.800 años cal A.P (ver Fig. 12). Este incremento en la temperatura provocó la recolonización de elementos forestales en el área. El estudio *multiproxy* sobre muestras provenientes de los sitios Nochaco y Mulpulmo, mostraron una señal boscosa para ese lapso de tiempo. Esta señal en los gonfoterios, no debería considerarse como una evidencia excepcional, ya que, por ejemplo, los estudios sobre filogeografía vegetal sugieren que en el límite espacial entre las áreas glaciares y no

glaciares, los taxones arbóreos siguieron viviendo en esos hábitats. Esto se debe a las adaptaciones al frío y a la fuerte influencia oceánica (alta humedad) que siempre fue constante, independiente de los eventos climáticos acaecidos (por ejemplo, Mathiasen y Premoli, 2010). Además, la presencia de los refugios glaciales ha sido demostrada a partir de los análisis genéticos en la fauna silvestre, ya que estos animales han mostrado eventos de colonización durante los episodios glaciales (Vidal et al., 2016).

De acuerdo con estos antecedentes filogeográficos (ambiente más forestado) podría ser plausible que, durante el Último Máximo Glacial (~26.5–19 años cal A.P) una fracción importante del paisaje de la Nordpatagonia Occidental interpretado por el registro de polen, ambiente más abierto (más pastizales que bosques), tal vez, pudo ser el producto de la deforestación ejercida por el comportamiento de los gonfoterios (u otros mega-herbívoros).

Por otro lado, cuando esperamos una dieta ramoneadora, ocurre lo contrario; por ejemplo, el gonfoterio del sitio El Trébol (con una temperatura media anual de 16°C) que proviene del período interestadial (Pre-Último Máximo Glacial), donde los bosques con coníferas tendrían una distribución más amplia y continua que la actual, poblando la Depresión Central (Villagrán et al., 2005) y el gonfoterio del sitio Choroico ($\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ = dosel cerrado) proviene de la Última Terminación Glacial (patrón ambiental = entorno forestado), mostraron una dieta de alimentación mixta desde el análisis de los microfósiles desde el cálculo dental. Por un lado, tal vez, como se ha observado en algunos elefantes modernos, los gonfoterios no consumieron alimentos en proporción a su abundancia local (por ejemplo, debido a la variación de la palatabilidad de la vegetación durante todo el año) (Codron et

al., 2006). Alternativamente, los microhábitats caracterizados por un hábitat en mosaico (incluso mayoritariamente abierto) podrían ser comunes dentro de un contexto regional boscoso de vegetación, ya establecido a partir de ~16.800 cal año BP. El enfoque *multiproxy* llevado a cabo en los gonfoterios desde el área Centro–Sur apuntó a i) una alta variabilidad climática general dentro de un contexto de alta humedad; ii) un ambiente forestal general; y iii) una dieta ramoneadora.

10.2.6.2.1. Reconstrucción paleoambiental y paleoclimática del Centro–Sur

10.2.6.2.2. Vegetación

Tal como hemos indicado anteriormente, el valor en la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ ($-13,4 \pm 0,8$) del conjunto de muestras del área Centro–Sur, exhibe una clara tendencia hacia ambientes forestados.

Específicamente, los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ en las muestras datadas mediante análisis de radiocarbono, son consistentes con las últimas revisiones sobre la vegetación de la Nordpatagonia de Chile. En Moreno et al., (2015, 2016) indicaron que las especies de dosel cerrado del bosque templado-lluvioso Nordpatagónico, dominados por árboles más termófilos, fueron completamente establecidos en tierras bajas (Depresión Central) ya a los 16.000 años cal A.P.

En este sentido, nuestros resultados de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ no muestran que las reversiones frías (*Antarctic Cold Reversal* = 14.500-13.000 años cal A.P; Moreno y Videla, 2016; Huelmo Mascardi *Cold Reversal* = 13.500-11.600 años

cal A.P; Massaferro et al., 2009) tuvieron un efecto sobre la vegetación de la Nordpatagonia (es decir, una disminución en la vegetación arbórea). Lo más probable es que estas reversiones frías no tuvieron un efecto dramático en la vegetación (en términos de ambiente abierto vs. cerrado), sino más bien, cambios leves en la composición de especies asociadas al aumento en el número de árboles higrófilos resistentes al frío y a una disminución en los taxones termófilos del bosque Nordpatagónico, entre 11.600 y 14.500 años cal A.P. (Moreno y Videla, 2016).

Sin embargo, la alta variabilidad en los valores calculados en las precipitaciones (1600 ± 785 mm/anual; rango = 494–3681 mm/anual), tal vez nos podría indicar un cambio en la densidad de la cobertura de la vegetación. Particularmente, la muestra proveniente de la localidad de Chan Chan ($\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}} = 11,7\text{‰}$; Precipitación Media Anual = 494 mm; datación = 11.745–12.050 años cal A.P, 2σ) podría estar indicando la transición climática Pleistoceno/Holoceno; un ambiente más árido y cálido. Aunque el análisis de microfósiles de cálculo dental indica una dieta basada mayoritariamente en árboles (Tabla 16).

Por otro lado, si bien la señal isotópica muestra valores con una tendencia hacia ambientes más forestados, son pocos los casos en que la señal muestra un ambiente totalmente de dosel cerrado ($\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}} = < 14,5 \text{‰}$). Por consiguiente, es preferible pensar que los gonfoterios habitaban en bosques semi-abiertos. Además, el análisis isotópico del carbono, ayuda a discernir más confiablemente el ambiente dónde más tiempo ocupaban para alimentarse.

En el caso del sitio Pilauco, nuestros resultados muestran una relativa consistencia con los estudios de polen y semillas (Abarzúa y Gajardo, 2008; Abarzúa et al., 2016) realizados en sedimentos entre 15.800 y 12.800 años cal A.P. La relativa consistencia, está dada, debido a que aquellos estudios polínicos muestran un predominio del polen no arbóreo durante la mayor parte del registro (~35% arboreo y 65% no arboreo). No obstante, de acuerdo a los resultados isotópicos de este estudio, interpretamos que la megafauna del sitio Pilauco no consumía predominantemente sus alimentos allí. Probablemente, se alimentaban mayoritariamente en los hábitats cerrados cercanos al sitio Pilauco, tal como lo confirman recientes análisis del microdesgaste dental y análisis de los microfósiles desde el cálculo dental. En consecuencia, el sitio Pilauco probablemente fue un lugar destinado para el consumo de agua, debido a que el sitio ha sido caracterizado por la presencia de humedales (al menos estacionalmente), sumado al abundante registro de fósiles del taxón *Myocastor coipus*, típico mamífero habitante de este ambiente (Abarzúa et al., 2016; Pino et al., 2013).

10.2.6.2.3. Precipitación y Temperaturas

Los diferentes valores de la $\delta^{18}\text{O}$ obtenidos en este estudio no están influenciados por factores latitudinales o altitudinales, ya que las localidades de donde provienen las muestras están localizadas a una latitud similar (38°–42°S; Centro–Sur) y a baja altitud (~65 m s.n.m.).

En las latitudes medias, existe una fuerte correlación entre la composición isotópica de la precipitación y la temperatura (Rozanski y

Araguas-Araguas, 1995). Por tanto, los valores de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ calculados a partir de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$ en la megafauna de la Nordpatagonia de Chile, reflejarían la $\delta^{18}\text{O}$ de la precipitación, permitiendo a su vez, la estimación de las temperaturas del pasado. Existe la posibilidad de que los valores enriquecidos en la $\delta^{18}\text{O}$ puedan corresponder al consumo de vegetación que está sujeto a altas tasas de evaporación (Metcalf, 2011). Sin embargo, esta posibilidad es improbable debido a la alta tasa de precipitación estimada para Nordpatagonia de Chile (ya sea en episodios estadiales o interestadiales) y a la condición ecológica de los bebedores obligados encontrados dentro de la megafauna estudiada aquí (principalmente los gonfoterios). En este contexto, se observa una superposición de los valores de la $\delta^{18}\text{O}$ entre *Equus andium* y *Notiomastodon platensis* (Fig. 52), aunque existe una diferencia estadísticamente significativa entre ambos. Esta diferencia podría deberse al consumo de agua meteórica en áreas menos o más evaporadas (Koch, 2007). Si esto último fue la causa de tal diferencia, sin embargo, los bajos promedios en valores de la $\delta^{13}\text{C}$ en el bioapatito en équidos ($-14 \pm 0,8 \text{ ‰}$) y gonfoterios ($-13,4 \pm 0,8 \text{ ‰}$) situarían a este proceso de evaporación en un contexto de ambiente de dosel relativamente cerrado.

Previos estudios (por ejemplo, Ayliffe et al., 1992), han observado una correlación entre los episodios de frío y el empobrecimiento de los valores de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ calculados a partir de valores de la $\delta^{18}\text{O}$ del esmalte dental en proboscideos. Durante la Última Terminación Glacial, la tasa de precipitación en la Nordpatagonia de Chile, fue el doble que la tasa de precipitación moderna (Berman et al., 2016), pero a partir de la Última Terminación Glacial, disminuyó gradualmente hasta alcanzar las condiciones actuales (Moreno et al., 1999). En

ese sentido, los valores de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ estimados en los taxones del sitio Pilauco y los sitios cercanos a este último concuerdan con los valores isotópicos actuales de la estación meteorológica de La Chamiza ($41^{\circ} 28' \text{S}$ – $72^{\circ} 55' \text{O}$; la media de los años 1965–2014, desde IAEA, *International*

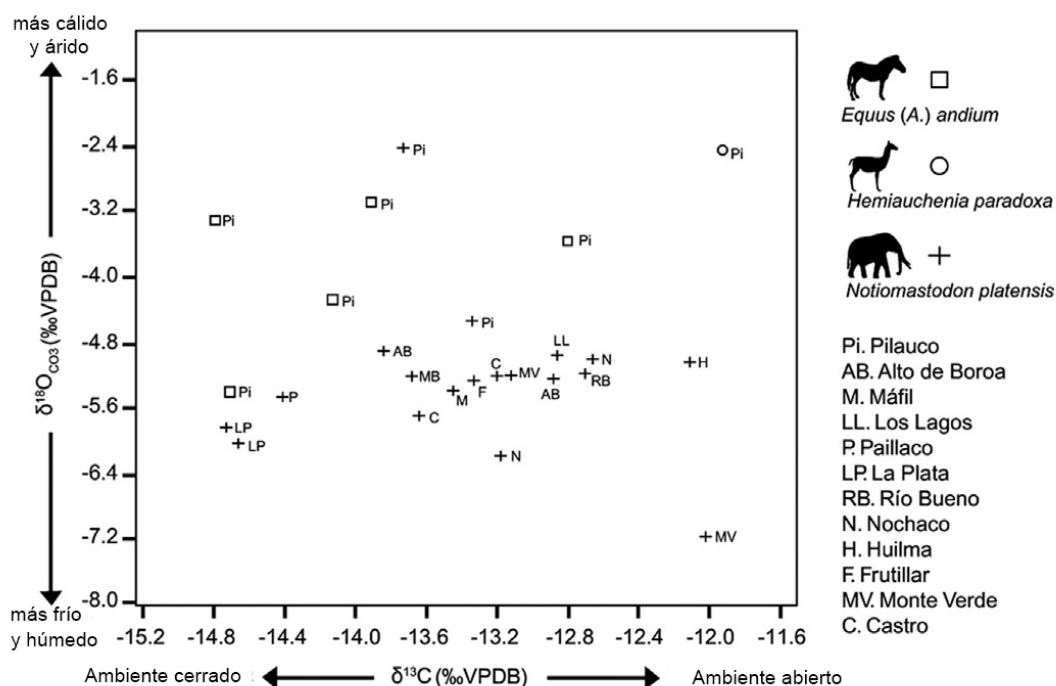


Figura 52. Valores de la $\delta^{13}\text{C}$ (‰, VPDB) y la $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$ (‰, VPDB) en el bioapatito de los taxones estudiados en el sitio Pilauco y los gonfoterios pertenecientes a otras localidades de la Nordpatagonia chilena.

Agency Energy Atomic $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}} = 5,9 \pm 0,6 \text{ ‰}$; precipitación = $1702 \pm 295 \text{ mm / año}$; Temperatura Media Anual = $10 \pm 0,3 \text{ °C}$; altitud = 13 m.s.n.m. . Los valores de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ de los sitios Monte Verde II ($\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}} = 7,9 \pm 1,2 \text{ ‰}$) y La Plata ($\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}} = 7,9 \pm 0,7 \text{ ‰}$) son los más bajos. Sin embargo, los registros de La Chamiza han mostrado que ha habido años en que los valores medios de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ en la precipitación han sido de aproximadamente 7 ‰ , sin cambios significativos en los valores de temperatura.

Las temperaturas calculadas desde las muestras que poseen fechados de radiocarbono (Tabla 17) concuerdan bien con las temperaturas inferidas de los quironómidos en el sitio Huelmo (15.000–13.200 años cal A.P; Massaferro et al., 2014), que fueron similares a las temperaturas modernas. Además, son consistentes con la Temperatura Media Anual provisto por la temperatura superficial del mar basada en alquenones ($\sim 14^{\circ}\text{C}$; 16.800–12.700 años cal A.P; $41^{\circ}00'S$; $74^{\circ}27'O$), registrada en el SE-Pacífico del sur de Chile (Lamy et al., 2007) y con las temperaturas de verano ($\sim 14^{\circ}\text{C}$) medidas a partir de las fluctuaciones de los glaciares y de la vegetación en los Andes de la Patagonia de América del Sur (Moreno et al., 1999). Desafortunadamente, el número de muestras con dataciones radiocarbónicas disponibles, es insuficiente para detectar una fase estacional o una tendencia durante las reversiones frías del *Antarctic Cold Reversal* y del Huelmo Mascardi *Cold Reversal*. Solo comentar que, preliminarmente, ninguna de las muestras fechadas indica un enfriamiento significativo. Mientras que las muestras de La Plata coinciden con el mayor pico de calentamiento de la Última Terminación Glacial (~ 14.500 años cal A.P; Massaferro et al., 2009).

Los valores de la temperatura calculados a partir de las muestras de El Trébol (~ 31.657 – 33.661 años cal A.P, 2σ ; 16°C) coinciden con un episodio de calentamiento dentro de un contexto glacial, entre ~ 35 y 19 años cal A.P., donde la temperatura media de 9.5°C ha sido estimada (Kaiser et al., 2005), y durante los cuales predominaron los páramos magallánicos, las plantas herbáceas de la familia Compositae, los bosques Subantárticos y las parches de bosques (Heusser y Heusser, 2006). Esto probablemente no fue

excepcional, sino que tuvo lugar a lo largo del Pleistoceno Superior, ya que hay evidencia de condiciones más cálidas en otros sitios.

Por ejemplo, en los sitios de Tagua Tagua (34°S, Chile) entre 33.000 y 28.000 años cal A.P (Heusser, 1983) y en el sitio Rahue (39°S, Argentina), con una edad similar, muestran condiciones similares a las encontradas durante los interglaciales, más que aquellas condiciones climáticas que caracterizan a los interestadiales (Markgraf et al., 1986; Villagrán, 1991).

Los gonfoterios pueden no haber sido capaces de adaptarse a las condiciones extremadamente frías, a diferencia de los mamuts (ver Lynch et al., 2015), y posiblemente solo hayan ocupado la Nordpatagonia chilena durante los intervalos relativamente cálidos. En este contexto, las condiciones de frío podrían haber sido el único factor limitante para su propagación

Localidad	Fechados años cal A.P, 2 σ	Temperatura °C
Máfil	13.434-13.751	15
Chan Chan	11.745-12.050	19
Choroico	13.070-13.264	17
La Plata	14.021-14.463	15
Río Bueno	13.434-13.751	16
San Pablo	13.064-13.317	19
Pilauco	13.240-15.644	23
Monte Verde	13.270-15.685	14
Alto de Boroa	13.525-13.770	16

Tabla 17. Se observan las temperaturas medias anuales de los gonfoterios del Centro–Sur y sus fechados radiocarbónicos correspondientes.

en este área, ya que, de acuerdo a los antecedentes ambientales y climáticos del área, no debería haberles faltado recursos hídricos ni alimentos durante los períodos glaciales. Esta interpretación de la abundancia de recursos es consistente con la hipótesis que establece que los taxones arbóreos fueron persistentes en la vertiente occidental de los Andes durante las edades de hielo (por ejemplo, Quiroga y Premoli, 2010). Debido a la escasez de las muestras con fechas radiocarbónicas en nuestro estudio, no es factible construir una curva de la $\delta^{18}\text{O}$ que nos permita detectar la variabilidad de la temperatura a lo largo del tiempo. Sin embargo, es interesante observar que durante los episodios de frío (por ejemplo, *Antarctic Reversal Cold* y *Huelmo Mascardi Cold Reversal*), la megafauna mostró una señal isotópica interestadial (más cálido). Los esfuerzos futuros deberán centrarse en la realización de nuevos análisis de datación en estas y otras localidades de la Nordpatagonia para obtener un marco cronológico más sólido. Estos resultados nos permitirán responder a las siguientes preguntas: ¿Vivieron los gonfoterios en la Nordpatagonia solo durante los episodios interestadiales? ¿Y la temperatura promedio de 5°–7°C durante la Última Terminación Glacial fue lo suficientemente baja como para restringir la distribución de gonfoterios en la Nordpatagonia?

Finalmente, los valores de la $\delta^{18}\text{O}$ relativamente enriquecidos, deben seguir siendo revisados, con el objetivo de detectar si estos valores son una consecuencia del enriquecimiento debido a la evaporación en una atmósfera relativamente seca, y no necesariamente debido a un período más cálido (Iacumin et al., 2010). Sin embargo, debido a los altos niveles de precipitación que caracterizaron a esta área, y junto con los resultados obtenidos desde el

colágeno; la temperatura parece ser el factor que mejor explica estos resultados. Por otro lado, cabe señalar que las correlaciones entre los valores de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ y el clima, interpretados desde los proboscídeos registrados en las regiones Holárticas, no deben aplicarse literalmente a la Nordpatagonia chilena. Se ha demostrado que a lo largo del Pleistoceno Superior no siempre se observa una sincronía entre el registro marino y Chile continental (Valero-Garcés et al., 2005). El registro marino obtenido en Lamy et al., (2007) no registra el evento *Antarctic Cold Reversal* (14.700-13.000 años cal A.P, Pedro et al., 2016) en la Nordpatagonia, al contrario, ellos sitúan el promedio de la temperatura del océano en 13,2 °C entre 16.800–12.700 años cal A.P. Una de las explicaciones que se han dado recientemente para explicar esta divergencia entre los registros, se basa en la posibilidad de que las reversiones frías / cálidas se transmitieron / manifestaron a través de mecanismos atmosféricos, no oceánicos (Moreno et al., 2015).

Por último, hay que tener en mente, que las Temperaturas Medias Anuales obtenidas a partir de los análisis son sólo estimaciones aproximadas, entre otras razones porque el metabolismo de la megafauna estudiada aquí, fue posiblemente diferente respecto a los mamíferos modernos. Sin embargo, es llamativo que la inmensa mayoría de los datos obtenidos indicarían la presencia de un ambiente interestadial.

10.2.6.3. Comparación entre el área Centro–Norte y Centro–Sur de Chile

Con respecto a los valores isotópicos, se observa que existen diferencias significativas entre ambas áreas. Los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ /

colágeno indicaron un ambiente más forestal en área Centro–Sur, aunque ambas áreas mostraron principalmente el consumo de árboles. Sin embargo, el área Centro–Norte mostró más variabilidad respecto al hábitat. Aunque algunos valores del Centro–Norte mostraron condiciones muy frías y cálidas, en ambas áreas los valores de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ (la media anual de los valores $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ del año 2015, desde algunas estaciones meteorológicas en el área de estudio. La Serena, 29°S = -4,7; Santiago, 33°S = -7,3; Puerto Montt, 42°S = -5,7) mostraron una tendencia hacia ambientes interglaciares lo que puede indicar que los patrones de circulación atmosférica, los valores de $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ y los valores de las temperaturas – al menos durante la Última Terminación Glacial – fueron similares a hoy en día.

Los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{dietameq}}$, también mostraron diferencias, lo que se refleja en un fuerte gradiente latitudinal en la precipitación media anual. Los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ mostraron un claro gradiente latitudinal, sin embargo, los gonfoterios continuaron mostrando un comportamiento ramoneador en ambas áreas.

Hoy en día, los tipos de clima (ver Fig. 10) podrían explicar estas diferencias, sin embargo, para el Pleistoceno Superior, en ambas áreas el clima fue homogéneo (es decir, húmedo y frío). Desafortunadamente, el Centro–Norte carece de dataciones por radiocarbono, lo que dificulta una interpretación más robusta. Sin embargo, algunos especímenes del Centro–Norte tienen características ambientales que podrían corresponder al Holoceno temprano, un período en el cual hubo una transición de un ambiente boscoso a otro dominado por pastizales.

La interpretación de las muestras analizadas por el análisis del microdesgaste dental y el análisis de los microfósiles desde el cálculo dental es prácticamente similar en ambas áreas; una dieta dominada principalmente por el consumo de partes de árboles, lo cual es compatible con la tendencia hacia valores más negativos de la $\delta^{13}\text{C}$. El registro de hierbas con porcentajes más pequeños, coincide con el rango isotópico (ambiente arbolado y pastizales de vegetación C_3) detectado en la mayoría de las muestras. En consecuencia, existe una correspondencia entre la dieta esperada durante los primeros años de la formación del bioapatito en el esmalte dental y la dieta interpretada durante la última semana o meses de la vida del gonfoterio.

Uno de los aspectos más llamativos, fue el alto porcentaje en el consumo de partes de árboles. La alta proporción de muestras con estrías hiper-gruesas (desde el análisis del microdesgaste dental) sugiere que se alimentaban de la corteza de los árboles, pero también existe la posibilidad que estos rasgos pudieran ser causados por fitolitos desde las frutas duras y las capas de semillas, cuando se combinan con la presencia de rasgos redondeados en forma de perforación (*puncture pits*) (Solounias y Semprebon, 2002; Rivals et al., 2015). Sin embargo, no se registró la presencia de estos rasgos de microdesgaste (*puncture pits*).

Tal vez, los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ son los que más contrastan entre ambas áreas. Investigaciones recientes sugieren que el aumento en los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ observados en los herbívoros, es una señal que proviene desde el tipo de plantas que consumen, en lugar de un cambio en el fraccionamiento isotópico entre los herbívoros y su dieta (Bocherens et al., 2014). Teniendo en cuenta este patrón metabólico, la diferencias en el ambiente podrían haber sido

determinantes en la variación latitudinal de los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ (incluso en las mismas plantas) en los gonfoterios de Chile (ver Fig. 40).

La alta acidez de los suelos, debido a la influencia volcánica, podría explicar esta diferencia, donde la acidez más alta correspondería al tipo de suelo andosol del área Centro–Sur; que tiende a empobrecer (más negativos) los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ (Bocherens, 2003). Sin embargo, en el área Centro–Sur, también hay algunos valores altos de la $\delta^{15}\text{N}$, por consiguiente, el factor acidez no sería tan determinante (preliminarmente). Probablemente, los factores hídricos y la temperatura podrían ser factores más importantes; porque en los ecosistemas más húmedos y más fríos, parecen ser más eficientes en la conservación y el reciclaje de nitrógeno, de modo que se pierden principalmente especies de nitrógeno no disponibles en las plantas, lo que podría estar indicado por valores empobrecidos de la $\delta^{15}\text{N}$ (Amundsen et al., 2003). Sin embargo, investigaciones previas indicaron que la típica relación positiva entre aridez y la $\delta^{15}\text{N}$ no siempre es directa (Díaz et al., 2016). En este sentido, por ejemplo, existe una fuerte posibilidad de que la vegetación en las zonas costeras del área Centro–Norte se puedan haber enriquecido en nitrógeno a causa de las fuentes marinas, sobre todo teniendo en cuenta el fuerte sistema de surgencias marinas que ejerce su influencia en la costa chilena (Szpak et al., 2012). Además, se ha demostrado que los incendios aumentan los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en las plantas que crecen después de un evento de este tipo en ambientes modernos, y el proceso de nitrificación, que discrimina fuertemente contra el ^{15}N , puede contribuir a valores más positivos en el follaje en el ^{15}N , en sitios recientemente afectados por incendios, enriqueciendo el sustrato NH_4^+ y provocando el gasto de las pérdidas de

nitratos lixiviados (por ejemplo, Harris et al., 2007). También, la intensidad del pastoreo, esto puede atribuirse a la degradación de la materia orgánica del suelo, las pérdidas volátiles de nitrógeno, la lixiviación de nitrógeno y una apertura general del ciclo del nitrógeno (por ejemplo, Zech et al., 2011).

Finalmente, hasta la fecha, hay un número creciente de estudios que evidencian una patrón euribiómico y generalista en el comportamiento de los proboscídeos (taxones fósiles y actuales) (Haiduc et al., 2018). En este contexto, como se ha sugerido para mastodontes y mamuts registrados en América del Norte (Metcalf et al., 2013), un cambio en la vegetación no puede haber sido un factor determinante y fatal en la extinción de los gonfoterios de América del Sur. Sin embargo, existen varios factores limitantes para expansión biómica. Uno de estos factores podría ser la necesidad de los mamíferos de mayor tamaño, en obtener alimentos de mejor calidad (Shrader et al., 2012). Por consiguiente, debido a que se ha encontrado que la limitación de nitrógeno es una clave factor que influye en la adecuación biológica de los mamíferos herbívoros, la pregunta central que surge es la siguiente: ¿qué efectos adversos sobre la biología de los gonfoterios podrían haber sido generados, debido a un cambio hacia un mayor comportamiento de pastoreo (grazing) (es decir, un bajo consumo de proteína y aumento de alimentación abrasiva)? Los estudios de elefantes de la sabana africana muestran que se alimentan de hierba durante la estación húmeda pero dependen del ramoneo (árboles o arbustos adaptados durante la estación seca; Cerling et al., 1999). Esta preferencia en la dieta, está relacionada con un rango del hábitat más amplio en la estación húmeda que en la estación seca (Thomas et al., 2008). En Codron et al. (2012) sugieren que el cambio de dieta, entre ramoneadores

C₃ y pastadores C₄ a escala ecológica (durante un tiempo prolongado) ayuda a los modernos elefantes a sobrevivir durante un cambio ambiental, e incluso podría permitir la recuperación de aquellos recursos, previamente utilizados en exceso. Centrándonos en esta lógica, debido a que este estudio *multiproxy* extiende el rango de la dieta (*closed-canopy*) de los gonfoterios en América del Sur, probablemente un conjunto de características adaptativas en los gonfoterios pudieron haber actuado sinérgicamente para que estos mamíferos hayan podido consumir diferentes tipos de vegetación, por ejemplo, el consumo de plantas C₄ con paredes celulares gruesas (Clauss et al., 2008) desde la Región Intertropical de Brasil (6° a 15°S) (Dantas et al., 2017) al consumo de vegetación leñosa con plantas con mayor cantidad de metabolitos secundarios (Schmitt et al., 2016) en la Nordpatagonia chilena (38° a 42°S) (González-Guarda et al., 2017). El registro de Chile Central que muestra una dieta ramoneadora podría sugerir la presencia de adaptaciones en gonfoterios, las cuales, hoy en día se están considerando adaptaciones claves en la evolución nutricional de los elefantes modernos: debido a que la vegetación arbórea tiene más nutrientes que las hierbas, pero más metabolitos secundarios con efectos nocivos en la digestión del nitrógeno, los elefantes han desarrollado proteínas que se unen a los taninos como una forma de evitar los efectos negativos de estos; por consiguiente, aumentaría la cantidad de proteína cruda disponible, que puede afectar en gran medida la capacidad de carga (Schmitt et al., 2016).

Finalmente, debido a que el patrón generalista en la dieta de los proboscídeos sigue siendo una tendencia en los estudios que utilizan *proxies taxon-free*, dos preguntas de naturaleza ecológico-evolutiva deberían guiar las investigaciones futuras: (i) ¿qué tipo de factores fueron decisivos para que solo

un taxón de proboscídeos pudiera haber habitado América del Sur, y (ii) ¿por qué el estilo de vida flexible de los gonfoterios no fue suficiente para evitar su extinción?

10.2.7. Conclusiones

La mayoría de los resultados en los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ indicaron la presencia de vegetación C_3 , constituida por bosques cerrados a áreas semi-abiertas y / o de arbustos, lo cual es compatible con la dieta ramoneadora; resultado que proviene del análisis del microdesgaste dental y el análisis de los microfósiles desde el cálculo dental. Estos *proxies* estudiados apuntan hacia un entorno boscoso para el Pleistoceno Superior de Chile, lo que concuerda con lo sugerido por otros *proxies* (por ejemplo, el polen).

Existe una variabilidad en las temperaturas medias anuales calculadas. Sin embargo, la mayoría son compatibles con las temperaturas medias anuales calculadas a partir de registros marinos. Además, los valores de la $\delta^{18}\text{O}$ del agua meteórica, son concordantes con los valores actuales. Por consiguiente, este estudio detectó episodios muy cálidos (por ejemplo, en el Holoceno temprano), o episodios templados con temperaturas medias anuales similares a las modernas (por ejemplo, temperaturas templadas en la Última Terminación Glacial).

Al comparar los resultados del área Centro–Norte y Centro–Sur, primero, se observa que hay diferencias significativas con respecto a los valores isotópicos. La mayor similitud está en los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ y en la interpretación de la dieta desde el análisis del microdesgaste dental y el

análisis de los microfósiles desde el cálculo dental; una dieta ramoneadora. Segundo, el área Centro–Norte representa la mayor variabilidad en los valores isotópicos. En tercer lugar, los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ muestran un gran gradiente latitudinal entre 31° y 42°S.

Los análisis de los gonfoterios del Centro–Norte y Centro–Sur mostraron una enorme riqueza de información paleodietaria y paleoambiental para América del Sur. Sin embargo, particularmente las muestras del Centro–Norte, tienden a aumentar la complejidad interpretativa del paisaje de la Última Terminación Glacial. Es decir, la integración de los *proxies* en diferentes escalas de resolución temporal, nos ha permitido distinguir que una señal de entorno cerrado y dieta ramoneadora no necesariamente estará relacionado con un entorno más húmedo. Por ejemplo, por un lado, el consumo de corteza de árbol durante los últimos días o semanas de vida de un árbol puede representar el comportamiento desesperado de un gonfoterio ante un cambio ambiental extremo. Por otro lado, un alto valor de la $\delta^{15}\text{N}$, que puede representar el promedio de años, no indica necesariamente un ambiente árido, tal como lo hemos detectado desde otros *proxies* en los sitios Tagua Tagua y Pilauco. Por lo tanto, el desafío de futuros estudios será distinguir si estas señales corresponden exactamente a un evento de transición climática o a un episodio climático más estable.

Al comparar los resultados de Chile Central con los obtenidos en otras regiones de América del Sur, encontramos que la dieta de los gonfoterios parece haber sido más influenciada por la disponibilidad de recursos que por el rango potencial de la dieta de los taxones. Finalmente, la información de la dieta y el ambiente provista por la integración de tres *proxies* posiciona a Chile

Central como uno de los puntos calientes en América del Sur para futuros estudios sobre la comprensión de los procesos de extinción y adaptación de la megafauna durante el final de la última Edad de Hielo.

10.3. Resultado y discusión II. El Sitio Pilauco (40°S)

10.3.1. Introducción

El sitio Pilauco está ubicado en la Nordpatagonia Occidental de Chile (38°–42°S, 74°–71°O), que corresponde a una de las áreas con mayor registro paleoclimático y paleoambiental de la Última Terminación Glacial (~18.000 años cal A.P.) en América del Sur (por ejemplo, desde el polen, glaciares y alquenones) (Moreno et al., 2015). En consecuencia, respecto a los procesos paleoclimáticos interhemisféricos que ocurrieron durante la Última Terminación Glacial, esta área se ha utilizado repetidamente como modelo de estudio (Denton et al., 2010). Los estudios de vegetación respecto al final del Pleistoceno Superior, indicaron que durante este tiempo, la región era más fría y más húmeda que en la actualidad (Moreno et al., 2015). Sin embargo, en el hemisferio sur, a partir de este periodo, se produjo un proceso de deglaciación (~18.000 cal años A.P.; Denton et al., 2010). Esto condujo al aumento de las temperaturas, y posteriormente la expansión de los bosques de dosel cerrado (Moreno et al., 2015).

Hasta la fecha se han registrado aproximadamente 20 sitios con registros de mamíferos fósiles en la Nordpatagonia Occidental, con un rango

de fechados comprendida entre 32.000 y 12.000 años cal A.P. (González-Guarda et al., 2017). Sin embargo, el sitio Pilauco registra el mayor número de taxones en el área: Gomphotheriidae, Equidae, Camelidae, Cervidae, Mephitidae, Cricetidae, Myocastoridae y Xenarthra (Pino et al., 2013).

En los últimos años, los *proxies* independientes de la morfología, por ejemplo, el análisis del microdesgaste dental (González-Guarda et al., 2018), los isótopos estables (Sánchez et al., 2004, Aguilera, 2010, Domingo et al., 2012, González-Guarda et al., 2017) y el análisis de los microfósiles del cálculo dental (González-Guarda et al., 2018), han ofrecido nueva información sobre el ambiente y la dieta de los mamíferos del área.

Respecto a las unidades de estudio a analizar, el colágeno contenido en el esqueleto de los vertebrados es de gran interés en las investigaciones paleoecológicas, porque su renovación toma muchos años en los huesos de los grandes mamíferos (Fizet et al., 1995). El ^{13}C y ^{15}N del colágeno de los huesos y de los dientes refleja un valor promedio, integrando las mismas variables dietarias durante la vida media del colágeno en el hueso y durante el período de crecimiento dental (Iacumin, 1997). Los huesos y los dientes se pueden conservar después de la muerte de los animales y es posible reconstruir la dieta y el ambiente de un mamífero a partir de su composición isotópica ^{13}C y ^{15}N de colágeno (Fizet et al., 1995).

Aunque la preservación del colágeno es más limitada en los sitios de latitudes medias de América del Sur que en Europa y en la parte más septentrional de América del Norte, no obstante, se han obtenido algunos datos isotópicos importantes (Bocherens et al., 2017). Recientemente, se ha publicado un importante conjunto de datos sobre el colágeno en otras partes

del subcontinente; en la Nordpatagonia Occidental de Chile (en González-Guarda et al., 2017), en la Patagonia Austral de Chile (por ejemplo, en Prevosti y Martín, 2013) y en la Región Pampeana de Argentina (en Bocherens et al., 2016, 2017).

Con respecto al sitio Pilauco, este presenta una estratigrafía robusta y una buena preservación de los restos de animales y plantas, proporcionando una excelente oportunidad para probar las interpretaciones de la variabilidad de hábitats locales durante la transición Pleistoceno-Holoceno (Tello et al., 2017). Así, el objetivo de este estudio fue interpretar el ambiente de la megafauna de Pilauco. Por consiguiente, se analizó una parte de la megafauna del sitio Pilauco (*Notiomastodon platensis*, *Xenarthra* indet. *Equus andium* y cf. *Hemiauchenia paradoxa*) mediante el análisis en el colágeno ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$). Sin embargo, para que la interpretación de la información isotópica de los registros fósiles tenga mayor robustez, la interpretación de nuestros resultados se comparó con la información isotópica de muestras modernas. Se analizó la vegetación y los especímenes modernos de los ciervos *Pudu puda* del área de estudio. El análisis de la vegetación moderna y de *Pudu puda* nos permitió evaluar el nivel de concordancia entre los valores isotópicos de la Última Terminación Glacial y los valores isotópicos modernos.

10.3.2. Situación cronológica, geológica y estratigráfica del sitio Pilauco

El sitio arqueo-paleontológico de Pilauco está ubicado en la ciudad de Osorno, en la Depresión Central del área Centro–Sur de Chile (40°34'S-73°70'O) (Fig. 53). El sitio tiene un rango cronológico entre 10.240 (en carbón)

a 17.370 años cal A.P (en madera) (Pino et al., 2016). Sin embargo, la cronología de la megafauna datada posee un rango desde los 15.870 (en *Notiomastodon platensis*) a 13.140 años cal A.P. (en cf. *Hemiauchenia paradoxa*) (media calibrada A.P.), registrados en la capa portadora PB-7 (Fig. 54).

Se han identificado dos unidades geomorfológicas en el sitio Pilauco. La primera se ubica hacia el límite norte del sitio formado por colinas compuestas por sedimentos volcanoclasticos y fluviales (Unidad San Pablo: Pérez et al., 2003) que han sido asignadas al último interglaciar (Latorre et al., 2007). Según Pino et al., (2013) las capas basales PB-1 a PB-5 corresponden a esta secuencia. La segunda unidad incluye las capas PB-6 a PB-9. La capa PB-6 se encuentra sobre la Unidad San Pablo. La primera capa consiste en guijarros fluviales y adoquines que representan una planicie aluvial entre los 17.370 y 17.230 años cal A.P. Las capas PB-7 y PB-8 se componen principalmente de grava dispersa en una matriz de turba arenosa. Los sedimentos siliciclásticos se derivan de los procesos coluviales, mientras que la materia orgánica acumulada en los humedales perennes y estacionales ha sido inferida por el análisis del polen (Abarzúa y Gajardo-Pinchicura, 2008). Asociados a PB-7, y en menor grado a PB-8, están registrados los restos fósiles de *Equus andium*, *Notiomastodon platensis*, cf. *Hemiauchenia paradoxa*, cf. *Pudu*, *Xenarthra* indet., *Conepatus* sp., *Loxodontomys micropus*, *Myocastor* cf. *coypus*, aves, plantas, diatomeas, ácaros e insectos, junto con una diversidad de restos culturales (Pino et al., 2013). Una alta cantidad de turba dentro de los sedimentos fue clave para la preservación fósil en esta localidad (Pino et al., 2016).

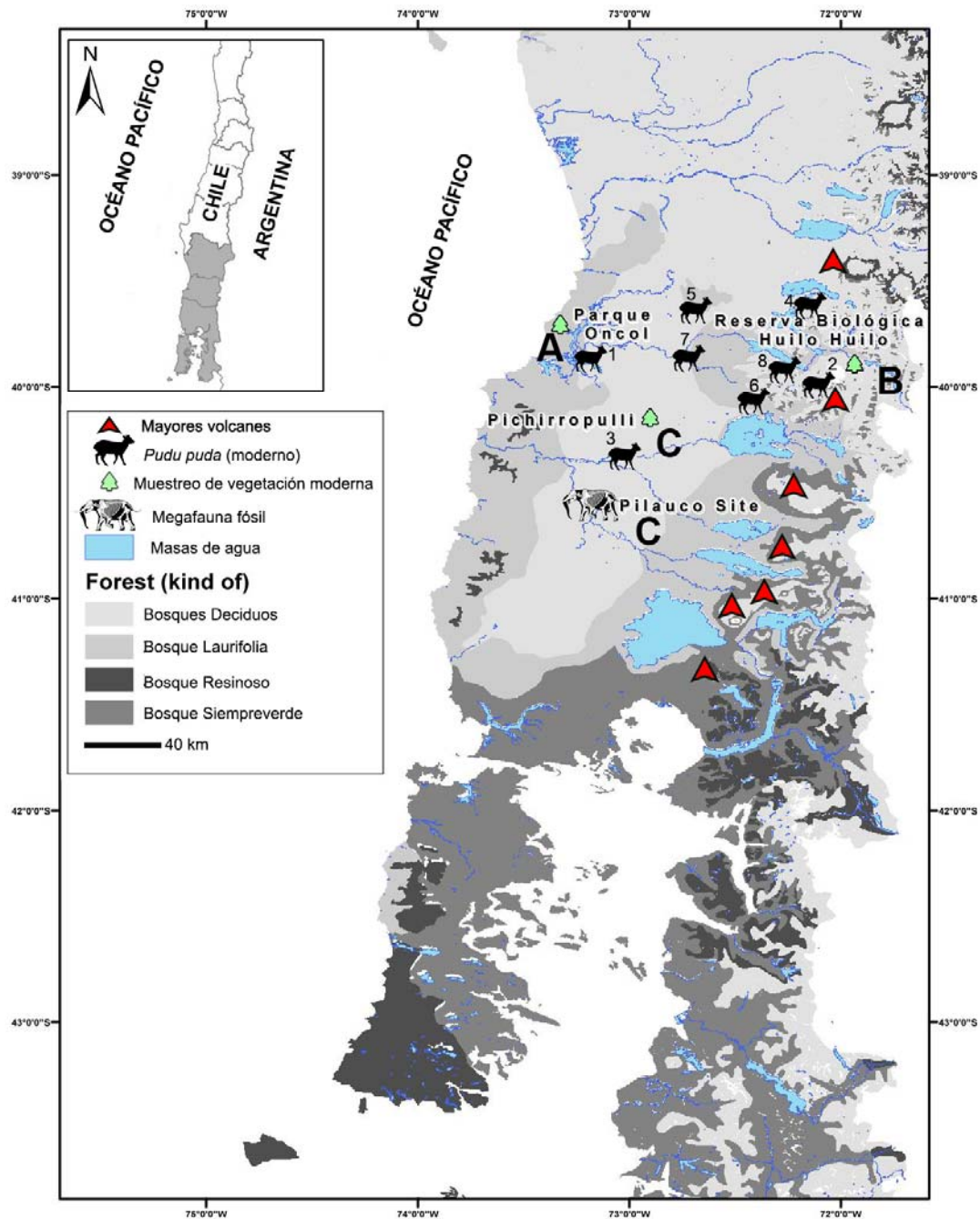


Figura 53. Situación geográfica de las muestras estudiadas. Muestreo de la vegetación moderna: **A.** Parque Oncol (Cordillera de la Costa); **B.** Reserva Biológica Huilo Huilo (Cordillera de los Andes); **C.** Pichirropulli (Depresión Central); ensamble de mamíferos fósiles: *Notiomastodon platensis*; *Equus andium*; *Xenarthra* indet.; cf. *Hemiauchenia paradoxa*. Muestras de fauna moderna: *Pudu puda*: 1. Valdivia; 2. Panguipulli; 3. Río Bueno; 4. Rucatrehua; 5. Máfil; 6. Futrono; 7. Los Lagos. 8. Panguipulli.

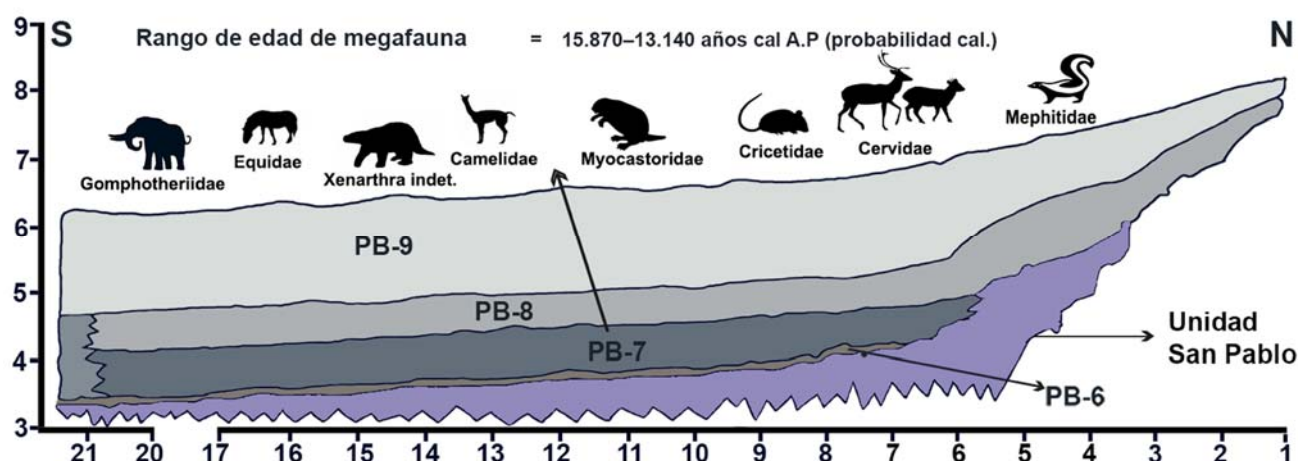


Figure 54. Estratigrafía del sitio Pilauco. PB-1: Toba de Lapilli; PB-2: Toba de Lapilli con >50%; matriz con ceniza volcánica; PB-3: Toba de Lapilli con <20% matriz de arena; PB-4: Ceniza volcánica. PB-5: Arena gruesa terrígena (PB-1 to PB-5 = Unidad San Pablo); PB-6: Conglomerado de cantos rodados y grandes rocas desgastadas, matriz arenosa >10%; PB-7: matriz con turba y arena <10% clastos de grava dispersos, la materia orgánica se origina en un color marrón muy oscuro (10YR 3/1). La mayoría de los fósiles de megafauna y microfauna se encuentran en esta cama; PB-8: Similar a PB-7, pero suavemente más de color café (2.5Y 4/2); PB-9: Turba negra (2.5Y 2/0). PB-7 y PB-8 intercalados con grava y arena, sin sedimentos de materia orgánica hacia el sur. Hay discordancias entre PB-2 y PB-6, PB-6 y PB-7 y PB-8 y PB-9. Las siluetas negras indican los taxa de megafauna del sitio Pilauco (Modificado desde Pino et al., 2013).

10.3.3. Clima y Vegetación

Los antecedentes del ambiente moderno y paleoclimáticos y paleovegetacionales se pueden revisar en el capítulo 4. En la figura 55 se detallan rasgos ambientales y climáticos particulares del área de Pilauco.

10.3.4. Resultados

10.3.4.1. Preservación de la señal isotópica

Las relaciones carbono: nitrógeno (C: N) del material fósil seleccionado están dentro del rango aceptado para el colágeno moderno (2,9 y 3,6 en mamíferos vivos) (Clementz et al., 2009) que soportan la preservación de la señal biogénica $\delta^{13}\text{C}$ original y $\delta^{15}\text{N}$. Algunas muestras tuvieron un valor ligeramente inferior a 2,9, sin embargo, las incluimos en el análisis ya que tenían porcentajes de $\text{C}_{\text{colágeno}}$ y $\text{N}_{\text{colágeno}}$ superiores a los valores aceptados, un 13% y 4,8% para el colágeno inalterado, respectivamente.

10.3.4.2. Megafauna

Los rangos de los valores del colágeno de la $\delta^{13}\text{C}$ en *N. platensis*, *E. andium*, cf. *H. paradoxa* y *Xenarthra* indet. fluctuaron entre -25 a -21,7‰; -22,8 a -20,7‰; -23,5 a -21,3‰ y -22 to -21,4 (V-PDB), respectivamente (Tabla 18).

Los rangos de los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ del colágeno en *N. platensis*; *E. andium*, cf. *H. paradoxa* y *Xenarthra* indet. fluctuaron entre 4,9 a 9,2‰; 3,1 a 8,7‰; 4,9 a 5,7‰ y 4,2 a 8,1‰ (AIR), respectivamente (Tabla 19). La figura 56 muestra la media de los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para cada uno de los taxones provenientes del sitio Pilauco. Se encontraron diferencias significativas al comparar los valores del colágeno de la $\delta^{13}\text{C}$ en *N. platensis*, *E. andium*, cf. *H. paradoxa* y *Xenarthra* indet. ($p = 0,0$) En términos de valores de la $\delta^{15}\text{N}$, se detectaron diferencias significativas entre estos taxones ($p = 0,009$). Al realizar

el ANOVA de una vía para los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ de los taxones *Equus andium*, *Notiomastodon platensis* y cf. *Hemiauchenia paradoxa*, *Xenarthra* indet. se obtuvo $F = 13,8$ y $p = 0,0$. Para los valores de la $\delta^{15}\text{N}$, se obtuvo una $F = 4,3$ y $p = 0,01$. Al realizar la prueba *post hoc* (a través de la prueba de *Tukey*) se puede observar que hay tres grupos que muestran diferencias significativas. En cuanto a los valores de la $\delta^{13}\text{C}$, el grupo *Notiomastodon platensis*-*Equus andium*, $p = 0,0$; y *Notiomastodon platensis*-*Xenarthra* indet. ($p = 0,03$). En cuanto a los valores de la $\delta^{15}\text{N}$, el grupo *Notiomastodon platensis*-*Equus andium* ($p = 0,006$). Respecto al colágeno, cuando se aplicó la discriminación trófica de la $\delta^{13}\text{C}$ dieta-tejido del $\sim 5\text{‰}$, los valores medios de la $\delta^{13}\text{C}$ en la vegetación fueron: $-27,8 \pm 0,6 \text{‰}$ para *N. platensis*; $-26,7 \pm 0,6 \text{‰}$ para *E. andium*; $-27,1 \pm 0,9 \text{‰}$ para cf. *H. paradoxa*, y *Xenarthra* indet. $-26,7 \pm 0,3 \text{‰}$. Cuando se aplicó una discriminación trófica de $\sim 3\text{‰}$ entre dieta-tejido en la $\delta^{15}\text{N}$, los valores medios de la $\delta^{15}\text{N}$ en la vegetación son $3,7 \pm 0,9 \text{‰}$ para *N. platensis*, $2,1 \pm 1,6 \text{‰}$ para *E. andium*, $2,3 \pm 0,3 \text{‰}$ para cf. *H. paradoxa*, y $3,5 \pm 0,3 \text{‰}$ para *Xenarthra* indet. El valor medio de la $\delta^{15}\text{N}$ para todo el conjunto de datos fue de $3,2 \pm 1,4 \text{‰}$.

Taxón	n	Máx	Min	Media	Media de la vegetación (‰,VPDB)	Desviación Estándar
<i>Notiomastodon platensis</i>	19	-22,8	-25	-23,2	-28,2	0,5
<i>Equus andium</i>	14	-20,7	-22,8	-21,8	-26,8	0,5
<i>Hemiauchenia paradoxa</i>	4	-21,3	-23,5	-22,1	-27,1	0,9
Xenarthra indet.	3	-21,4	-22	-21,7	-26,7	0,3
Rango medio <i>Notiomastodon platensis</i> 15,8	Rango medio <i>Equus andium</i> 34,1	Rango medio <i>Hemiauchenia paradoxa</i> 27,1	Rango medio Xenarthra indet. 36,5	Chi-square 19,8	gl 3	p-valor 0,0

Tabla 18. Resumen de los valores isotópicos y prueba estadística de los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ (‰, VPDB) desde el sitio Pilauco. Los datos fueron analizados en conjunto con aquellos de Aguilera (2010) y González-Guarda et al., (2017).

Taxón	n	Max	Min	Media	Media de la vegetación (‰,VPDB)	Desviación estándar
<i>Notiomastodon platensis</i>	25	9,2	4,9	6,9	3,9	0,9
<i>Equus andium</i>	15	8,7	3,1	5,1	2,1	1,6
<i>Hemiauchenia paradoxa</i>	4	5,7	4,9	5,3	2,3	0,3
Xenarthra indet.	3	8,1	4,3	6,5	3,5	2
Rango medio <i>Notiomastodon platensis</i> 30,4	Rango medio <i>Equus andium</i> 14,8	Rango medio <i>Hemiauchenia paradoxa</i> 13,5	Rango medio Xenarthra indet. 29,8	Chi-square 15,1	gl 3	p-valor 0,002

Tabla 19. Resumen de los valores isotópicos y prueba estadística de los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ (‰, V-PDB) desde el sitio Pilauco. Los datos fueron analizados en conjunto con aquellos de Aguilera (2010) y González-Guarda et al., (2017).

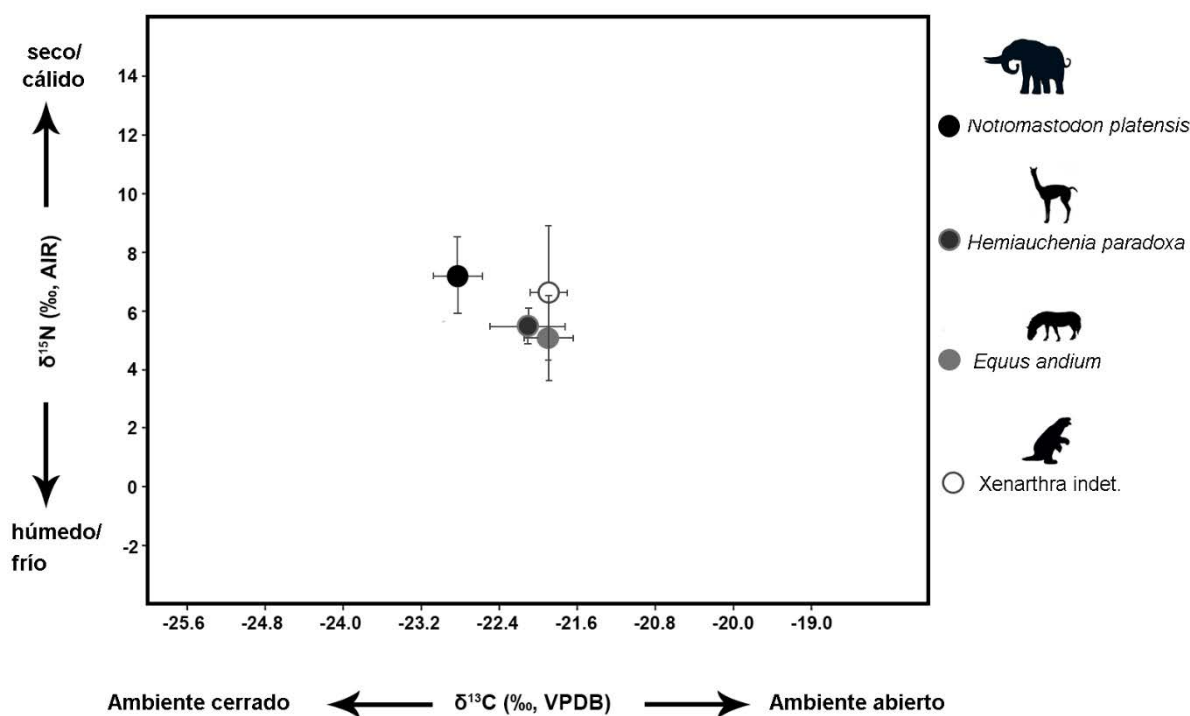


Figura 56. El gráfico exhibe la media de los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ (‰, VPDB) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰, AIR) ± 1 desviación estándar de la megafauna del sitio Pilauco (no se aplicó la discriminación trófica entre dieta-tejido a los valores del carbono y nitrógeno).

10.3.4.3. *Pudu puda* (ciervo moderno)

El rango de los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ para *Pudu puda* es de -26,7 a -23,8‰ y el rango de los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ fue de 5 a -1,6‰ (Tabla 20). La media del valor de la $\delta^{13}\text{C}$ fue de $-25,3 \pm 0,9$ ‰ y la media del valor de la $\delta^{15}\text{N}$ fue de $3,2 \pm 2,2$ ‰. Cuando se aplica la discriminación trófica, dieta-tejido, de ~5‰ en los valores de la $\delta^{13}\text{C}$, el valor de la $\delta^{13}\text{C}$ de la vegetación fue de $-30,3 \pm 0,9$ ‰ y un rango de -28,8 a -31,7 ‰. Cuando se aplica la discriminación trófica, dieta-tejido, de ~3‰ en los valores de la $\delta^{15}\text{N}$, el valor medio de la $\delta^{15}\text{N}$ de la vegetación fue de $0,2 \pm 2,2$ ‰.

Isótopo	n	Max	Min	Media	Media de la vegetación (‰, VPDB)	Desviación estándar
Carbono	8	-26,7	-23,8	-25,3	-30,3	0,9
Nitrógeno	8	5	-1,6	3,2	0,2	2,2

Tabla 20. Sumario estadístico de las muestras de la especie del ciervo *Pudu puda*.

10.3.4.4. Vegetación Moderna

Los rangos de los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ para el Parque Oncol (Cordillera de la Costa); Reserva Biológica Huilo Huilo (Cordillera de los Andes) y Pichirropulli (Depresión Central), fluctúan entre -38,1 a -27,8 ‰; -40,2 a -30,4 ‰; y -34,6 a -29,9 ‰ (V-PDB), respectivamente (Tabla 21). Los rangos de los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ para el Parque Oncol (Cordillera de la Costa); Reserva Biológica Huilo Huilo (Cordillera de los Andes) y Pichirropulli (Depresión Central) fluctúan entre -5 a 3,5 ‰; -9,9 a 2,1 ‰; y -4,9 a 3,5 ‰ (AIR), respectivamente (Tabla 22). La Figura 57 muestra los valores medios de la $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Se detectaron diferencias significativas al comparar los valores de colágeno en la $\delta^{13}\text{C}$ ($p = 0,02$). En términos de valores de la $\delta^{15}\text{N}$, no se detectaron diferencias significativas ($p = 0,1$). Al realizar el ANOVA de una vía, se obtuvo un $F = 3,9$ y $p = 0,02$. Para los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ se obtuvo un $F = 2,7$ y $p = 0,07$. Al realizar la prueba *post hoc* (a través de la prueba de *Tukey*) se puede observar que hay un grupo que muestra diferencias significativas con respecto a los valores de la $\delta^{13}\text{C}$; el grupo del Parque Oncol (Cordillera de la Costa) -Pichirropulli (Depresión Central) ($p = 0,02$).

Sitio	n	Max	Min	Media	Desviación estándar
Parque Oncol (Cordillera de la Costa)	21	-27,8	-38,1	-34,1	2,3
Reserva Huilo Huilo (Cordillera de Los Andes)	14	-30,4	-40,2	-35,7	2,9
Pichirropulli (Depresión Central)	6	-29,9	-34,6	-32,5	1,7
Rango medio Parque Oncol (Cordillera de la Costa) 22	Rango medio Reserva Huilo Huilo (Cordillera de Los Andes) 15	Rango medio Pichirropulli (Depresión Central) 30,8	Chi-cuadrado 7,5	gl 2	p-valor 0,02

Tabla 21. Resumen de los datos de isótopos estables de la $\delta^{13}\text{C}$ (‰, V-PDB) y prueba estadística (prueba no paramétrica Kruskal-Wallis) de la vegetación colectada en la Nordpatagonia Occidental de Chile.

Sitio	n	Max	Min	Media	Desviación estándar
Parque Oncol (Cordillera de la Costa)	21	3,5	-5	-1	2,7
Reserva Huilo Huilo (Cordillera de Los Andes)	14	2,1	-9,9	-3,6	3,7
Pichirropulli (Depresión Central)	6	3,4	-4,9	-1,2	2,7
Rango medio Parque Oncol (Cordillera de la Costa) 23,8	Rango medio Reserva Huilo Huilo (Cordillera de Los andes) 15,5	Rango medio Pichirropulli (Depresión Central) 23,9	Chi-cuadrado 4,4	gl 2	p-valor 0,1

Tabla 22. Resumen de los datos de isótopos estables de la $\delta^{15}\text{N}$ (‰, AIR) y prueba estadística (prueba no paramétrica Kruskal-Wallis) de la vegetación colectada en la Nordpatagonia Occidental de Chile.

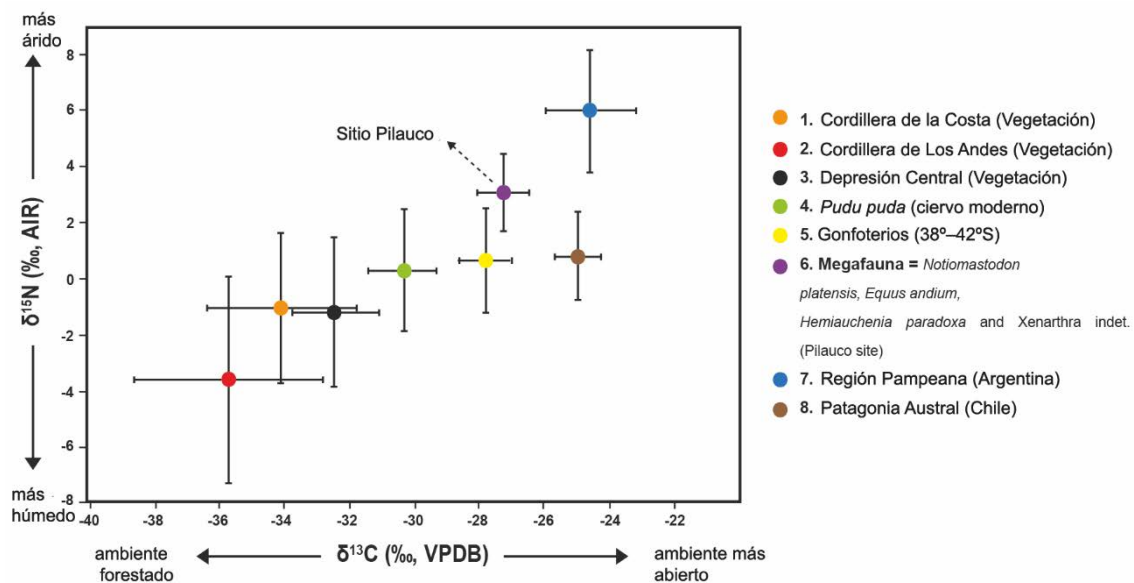


Figure 57. Media de las muestras de colágeno de la megafauna del sitio Pilauco, del ciervo moderno y de la vegetación moderna. Además, los resultados fueron comparados con la media de las muestras analizadas desde la Nordpatagonia Occidental de Chile (González-Guarda et al., 2017; González-Guarda et al., 2018), Patagonia Austral de Chile (Prevosti y Martín, 2013 = equidos, xenartros, camélidos) y Región Pampeana (Bocherens et al., 2016 = xenartros, équidos, cérvidos, macrauquénidos, toxodontes, roedores).

10.3.5. Discusión

10.3.5.1. Reconstrucción paleoambiental

10.3.5.2. La vegetación del sitio Pilauco

De acuerdo con los estudios sobre la discriminación trófica entre la dieta y el tejido, se ha podido estimar un valor promedio isotópico aproximado (estimación de las plantas consumidas; EPC) para la megafauna del sitio Pilauco.

Si consideramos que el valor de la $\delta^{13}\text{C}$ del CO_2 atmosférico fue de -7‰ para el Holoceno temprano / Pleistoceno (por ejemplo, Leuenberger et al., 1992), el valor medio en la EPC de la $\delta^{13}\text{C}$ para todo el conjunto de datos de la megafauna ($-27,5 \pm 0,8\text{‰}$) coincide con el valor de $-27,5\text{‰}$ que delimita los ambientes boscosos (dosel cerrado) y pastizales/arbustivos (más abierto). Este valor estimado se ha utilizado en varios estudios, ya que se ha observado que los mamíferos con un valor en el colágeno de la $\delta^{13}\text{C}$ más negativo que $-27,5\text{‰}$, consumían una cantidad significativa de plantas que crecían bajo condiciones de dosel cerrado (por ejemplo, Bocherens y Druckers, 2003; Drucker et al., 2003; Drucker et al., 2008). Este resultado es consistente con los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ medidos en la megafauna de la Nordpatagonia Chilena (valor del promedio de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}} = -13,5\text{‰}$ en las plantas consumidas) obtenidos a partir de análisis del bioapatito (González-Guarda et al., 2017).

Respecto al valor promedio de la $\delta^{13}\text{C}$ en las muestras de la vegetación moderna, analizadas en nuestro estudio ($-34,5 \pm 2,6\text{‰}$), este resultado no es consistente con el valor promedio estimado de la EPC de la megafauna del sitio Pilauco, aunque algunas muestras provenientes del total de datos de la megafauna, se superpusieron con algunas muestras de la vegetación moderna analizada en este estudio (rango = -30 a $-25,7\text{‰}$).

Un pequeño porcentaje de los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en la vegetación estimada para la megafauna ($6,2\text{‰}$ a $0,1\text{‰}$) se ajusta bien a los valores esperados en plantas fijadoras de nitrógeno (por ejemplo, leguminosas, musgos, líquenes) o plantas que crecen en asociación con micorrizas (-2‰ a 2‰) (Schwarcz et al., 1999) y no con las plantas que no fijan nitrógeno (-2‰ a 0‰) (Heaton, 1987). Por otro lado, los valores en la megafauna de Pilauco no

concuerdan con algunos rangos que se han establecido para sitios fríos / húmedos / o aquellos con altas tasas de precipitación (-4 ‰ a 0 ‰) (Díaz et al., 2016). Sin embargo, los valores medios de la $\delta^{15}\text{N}$ en la vegetación moderna muestreada son muy diferentes a los promedios de la EPC de la megafauna del sitio Pilauco.

Los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ en la vegetación moderna no muestran diferencias significativas entre la fijación del nitrógeno y las plantas no fijadoras (ver Tabla 3); excepto las especies de liquen *Stereocaulon ramulosum* que muestran el valor más alto de la muestra (-27,8 ‰); aunque tales diferencias en los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ entre plantas que fijan nitrógeno y plantas que no fijan nitrógeno han sido registradas en otros estudios (por ejemplo, lacumin et al., 2000; Fox-Dobbs et al., 2008). En nuestro estudio, la ausencia de diferencias entre ambos tipos de plantas modernas, y sumado a que no hay valores más positivos que la media de la EPC en los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ en la megafauna del sitio Pilauco (~ -27,5 ‰), no nos permite detectar el consumo de ambos tipos de plantas.

Se observan diferencias cuando se compara la media de la EPC de la megafauna del sitio Pilauco ($\delta^{13}\text{C} = -27,5 \pm 0,8$ ‰) con la media de la EPC de las muestras de *Pudu puda* ($\delta^{13}\text{C} = -30,3 \pm 0,9$), aunque algunos valores de la megafauna del sitio Pilauco se solapan con algunas muestras de *Pudu Puda*. Lo anterior indicaría un ambiente húmedo para la megafauna del sitio Pilauco, ya que la especie *Pudu Puda* habita en un contexto boscoso y húmedo, pero en áreas más abiertas que la vegetación muestreada en este estudio (posible dieta preferida). En este sentido, cabe señalar que, aunque existen grandes diferencias fisiológicas y de tamaño corporal entre la megafauna del sitio

Pilauco y *Pudu puda*, hasta la fecha, los estudios han demostrado que el fraccionamiento en el ^{15}N es constante en herbívoros; es decir, el valor del isótopo está más relacionado con la variación isotópica en las plantas que consumen los herbívoros que un cambio en el fraccionamiento isotópico entre herbívoros y su dieta (Bocherens et al., 2014).

Interesantemente, cuando comparamos la media de la EPC moderna en los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en las muestras de *Pudu puda* ($\delta^{15}\text{N} = 0,2 \pm 1,8 \text{ ‰}$) con los valores obtenidos en los gonfoterios que provienen del ambiente del sitio Pilauco (González-Guarda et al., et al., 2018; 38°–42°S) ($\delta^{15}\text{N} = 0,6 \pm 1,8 \text{ ‰}$, tabla 4), los resultados son muy similares. Por el contrario, los gonfoterios del sitio Pilauco tienen valores más altos ($\delta^{15}\text{N} = 3,7 \pm 0,9 \text{ ‰}$) que aquellos gonfoterios localizados entre 38°–42°S de latitud. Además, la media de la EPC en el valor de la $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C} = -27,8 \pm 0,6 \text{ ‰}$) de los gonfoterios que provienen de los alrededores del sitio Pilauco fueron similares al valor de los gonfoterios del sitio Pilauco ($\delta^{13}\text{C} = -28,2 \pm 0,5 \text{ ‰}$). La similitud de los valores de la $\delta^{13}\text{C}$, y la diferencia en los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ entre ambos grupos de gonfoterios podría indicar la influencia de un factor no climático que incide en la señal de la $\delta^{15}\text{N}$ de la megafauna fósil del sitio Pilauco.

Los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ en el colágeno de la megafauna del sitio Pilauco obtenidos en este estudio, y los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ en el colágeno y bioapatito obtenidos en González-Guarda et al., (2017), muestran una tendencia hacia ambientes más boscosos, lo cual es incongruente con los estudios de polen del sitio Pilauco (Abarzúa y Gajardo, 2008; Abarzúa et al., 2016) que datan entre 15,800 y 12,800 años cal A.P. Estos resultados muestran que a través de este período, hubo un dominio de vegetación no arbórea en los alrededores de

Pilauco (~35% de polen arbóreo y 65% de polen no arbóreo); lo cual caracterizaría este paisaje como un "hábitat en mosaico", definido como una gama de diferentes tipos de hábitats, dispersos y entremezclados dentro de un área determinada (por ejemplo, Elton, 2008). Al comparar los valores en la megafauna (EPC) con la vegetación moderna estimada, es muy probable que la megafauna estuviera alimentándose en áreas boscosas similares a un bosque abierto, donde el efecto de dosel es menos intenso que un bosque cerrado, tal como aquellos bosques desde los cuales las muestras de vegetación fueron recolectadas para este estudio.

Los estudios paleo-sedimentológicos del sitio Pilauco han sugerido la presencia de humedales (al menos estacionalmente) en el área (Pino et al., 2013), por lo que es probable que la megafauna haya llegado a este lugar para consumir agua (principalmente) y no para alimentarse de la vegetación abierta que constituía la mayor parte de este hábitat en mosaico.

10.3.5.3. Factores que pudieron haber afectado a los valores del $\delta^{15}\text{N}$

10.3.5.4. Clima

De acuerdo a todo lo discutido anteriormente, se pueden observar dos grupos de valores en la $\delta^{15}\text{N}$ provenientes de la Nordpatagonia Occidental: 1) los bajos valores de los gonfoterios que provienen de las localidades cercanas al sitio Pilauco, y 2), los altos valores en la megafauna del sitio Pilauco. Esta diferencia entre estos grupos podría deberse a múltiples factores, debido a que algunas investigaciones previas también han señalado que la relación positiva

típica entre la aridez y la $\delta^{15}\text{N}$ puede no siempre es una relación directa (por ejemplo, ver Díaz et al., 2016).

El clima es uno de los principales factores que regulan los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ (Amundson et al., 2003); por ejemplo, los ecosistemas de bosques tropicales se enriquecen en ^{15}N en relación con los ambientes templados. Estas diferencias se atribuyen a la importancia diferencial del nitrógeno como elemento limitante de las plantas en los trópicos frente a las regiones templadas (Martinelli et al., 1999).

Por tanto, este último razonamiento podría ser utilizado para poder interpretar los valores isotópicos del sitio Pilauco, sin embargo, el rango cronológico de la megafauna datada de este sitio es acotado (15.870–13.140 años cal A.P), y durante ese tiempo, varios eventos climáticos se superpusieron, lo cual complicaría cualquier esfuerzo para determinar el factor principal que provoca la variabilidad en los valores isotópicos provenientes desde el colágeno.

En general, en la Última Terminación Glacial (18.000 años cal A.P.), el clima fue más húmedo y frío, en consecuencia, se esperaría que los valores isotópicos tuvieran una tendencia hacia valores más negativos (Amundson et al., 2003); es decir, los ecosistemas más húmedos y más fríos parecen ser más eficientes en la conservación y el reciclado del nitrógeno, de modo que se pierde la mayoría de las especies de nitrógeno que no están disponibles para la planta, lo que podría estar indicado por valores de la $\delta^{15}\text{N}$ más empobrecidos. Este hecho se ha demostrado globalmente (ver Crain et al., 2009), y localmente en la Nordpatagonia Occidental (ver Boeckx et al., 2005). A pesar de que se han registrado ejemplos de correlaciones lineales a lo largo

del tiempo (por ejemplo, Holoceno temprano / Pleistoceno; Drucker et al., 2009), sin embargo, este patrón global no se ha observado tan fuertemente en los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en la fauna (Stevens et al., 2006),

Ahora bien, si suponemos que las condiciones climáticas y ambientales modernas no son tan diferentes a aquellas de la Última Terminación Glacial, se puede observar que los valores de la EPC en la $\delta^{15}\text{N}$ de la megafauna del sitio Pilauco no concuerdan con los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en la vegetación moderna (Fig. 57), (excepto en algunos valores de la megafauna del sitio Pilauco que se superponen con los valores del ciervo *Pudu puda*). Por otra parte, los valores en los gonfoterios que provienen de los alrededores del sitio Pilauco se superponen con *Pudu puda* y con los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ de las tres localidades de la vegetación recolectada (Fig. 57). Por consiguiente, si la explicación de los altos valores en la $\delta^{15}\text{N}$ estuviera en el factor climático; los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en la megafauna del sitio Pilauco deberían haber sido afectados por un episodio más árido y cálido. Se ha interpretado que la causa de esta relación es que los ecosistemas cálidos y áridos tienden a ser más propensos a la pérdida de nitrógeno, mientras que los ecosistemas más fríos y húmedos tienden a conservar y reciclar el nitrógeno (Handley et al., 1999). Sin embargo, la figura 58 muestra la Precipitación Media Anual calculada a partir de la megafauna del sitio Pilauco, la cual indica una alta humedad para Pilauco; aunque la Temperatura Media Anual indica valores más altos ($18,8\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2,5\text{ }^{\circ}\text{C}$; González-Guarda et al., 2017) que la Temperatura Media Anual moderna ($12\text{ }^{\circ}\text{C}$ = ciudad de Osorno). Lamentablemente, estas ideas no se pueden poner a prueba con el presente estudio. No obstante, solo para tener en mente, en el Hemisferio Norte, hay estudios que indican que los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ ha

tendido a aumentar durante el interestadial Bölling / Allerod, y aún más, durante los períodos preboreal y boreal, al mismo tiempo que los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ tendieron a disminuir (por ejemplo, ver Drucker et al., 2003).

Al comparar el valor promedio de la $\delta^{13}\text{C}$ en la megafauna del sitio Pilauco ($\delta^{13}\text{C} = -27,5 \pm 0,8 \text{ ‰}$) con el valor promedio de los herbívoros de la Patagonia Austral (Chile) ($-25 \pm 0,7 \text{ ‰}$; Prevosti y Martín, 2013), y con el valor promedio de los herbívoros de la Región Pampeana (Argentina) ($-24,6 \pm 1,4 \text{ ‰}$; Bocherens et al., 2016) se pueden observar diferencias significativas entre las tres áreas. Estas diferencias también son bastante marcadas en los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ (sitio Pilauco = $3 \pm 1,4 \text{ ‰}$; Patagonia Austral, Chile = $0,8 \pm 1,6 \text{ ‰}$; Región Pampeana, Argentina = $6 \pm 2,2 \text{ ‰}$; Fig. 57). Esta observación podría deberse a los diferentes patrones climáticos y ambientales de cada región durante la Última Terminación Glacial. La Región Pampeana y la Patagonia Austral se caracterizaron por paisajes más abiertos (Prado y Alberdi, 2010 y Villavicencio et al., 2015, respectivamente) que la Nordpatagonia chilena durante las edades glaciales, por tanto, las diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ probablemente se debieron al efecto de dosel en diferentes grados. Por otro lado, los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en la Región Pampeana (árida y fría) y en la Patagonia Austral (húmeda y fría) son más consistentes con una influencia climática. En esta misma línea de razonamiento, los gonfoterios de la Nordpatagonia chilena que no provienen del sitio Pilauco (38° - 42°S), tienen valores más acordes con el clima de la Última Terminación Glacial y con los datos modernos. Sin embargo, como ya se ha comentado, el conjunto de valores isotópicos que muestra la megafauna del sitio Pilauco (40°S), hasta el momento, no es posible explicarlos exclusivamente a través del factor

climático.

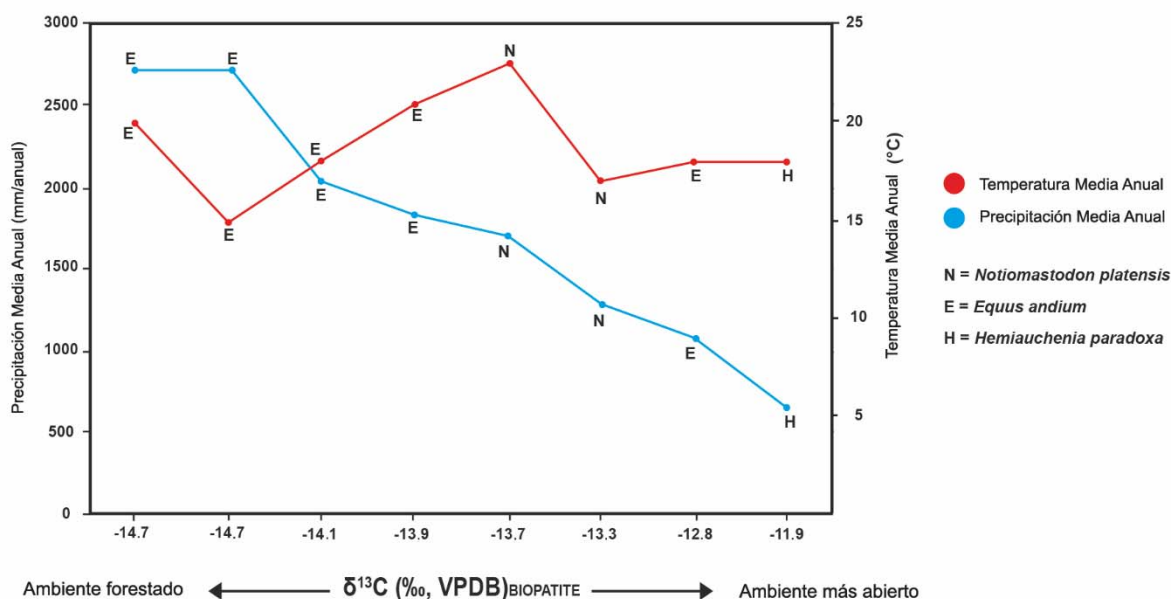


Figura 58. Valores de Precipitación Media Anual (PMA) y Temperatura Media Anual (TMA) desde la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ y $\delta^{18}\text{O}_{\text{bioapatito}}$, respectivamente. Los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ y $\delta^{18}\text{O}_{\text{bioapatito}}$ (fosfato) fueron obtenidos desde González-Guarda et al., (2017). Los valores corresponden al sitio Pilauco.

10.3.5.5. Regímenes de incendios

Se ha demostrado que el fuego es un factor que hace incrementar los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en las plantas después de un evento de incendio (por ejemplo, Harris et al., 2007); el proceso de nitrificación discrimina fuertemente en contra del ^{15}N , y puede contribuir hacia valores más positivos en el ^{15}N del foliaje en aquellos sitios recientemente afectados por incendios, debido al enriquecimiento del conjunto del sustrato de NH_4^+ a expensas de las pérdidas del nitrato lixiviadas. Recientemente, se ha acumulado bastante información sobre los regímenes de incendios en la Nordpatagonia Occidental de Chile (por

ejemplo, Abarzúa y Moreno, 2008, Jara y Moreno, 2014). El sitio Pilauco no es la excepción. Sin embargo, los valores máximos de carbón fósil comienzan a aparecer en el registro del sitio Pilauco a los 12.850 años cal A.P. (Abarzúa et al., 2016). Esto es coincidente con la frecuencia relativamente baja ($n = 3$ y 1,2 eventos / 1000 años) de incendios de baja magnitud entre 12.500–14.000 años cal A.P. a nivel regional (por ejemplo, Jara y Moreno, 2014). Es decir, preliminarmente, pareciera que – por lo menos entre los 15.870–13.140 años cal A.P. – los incendios no tuvieron un impacto significativo en el hábitat de la megafauna del sitio Pilauco.

10.3.5.6. Intensidad de la actividad pastadora (grazing)

Otro factor relevante es la intensidad del pastoreo, que tiende a incrementar los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en las plantas. Esto puede atribuirse a la degradación de la materia orgánica del suelo, las pérdidas de nitrógeno volátil, la lixiviación de nitrógeno y una apertura general del ciclo del nitrógeno (Zech et al., 2011). En Chile, en los suelos de andisol, los resultados de un estudio sobre animales domésticos indicaron que la frecuencia de pastoreo afecta las pérdidas por lixiviación mientras que la intensidad de pastoreo afecta las emisiones de amoníaco desde los pastizales (Nuñez et al., 2010).

Probablemente, debido a la gran biomasa vegetal y al alto nivel de la precipitación que caracterizó la Última Terminación Glacial en la Nordpatagonia Occidental de Chile; esta zona debe haber poseído una alta capacidad de carga, por tanto, una gran biomasa de megafauna podría haber sido albergada. De esta manera, se puede observar que el sitio Pilauco exhibe taxones

diferentes; grandes y mega mamíferos. Principalmente, los mega mamíferos (xenartros y gonfoterios) podrían haber impactado dramáticamente la biomasa de la vegetación localizada en la estrecha franja de la Depresión Central de la Nordpatagonia (Mahli et al., 2016).

10.3.5.7. Abonos

Las fecas de los animales tienen la capacidad de alterar significativamente la composición isotópica del nitrógeno de los suelos y plantas (Yun et al., 2011). Específicamente, las plantas cultivadas en campos con estiércol animal tienden a tener mayores valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en sus tejidos, que las plantas cultivadas en campos no fertilizados o campos modificados con fertilizantes químicos tales como el sulfato de amonio, nitrato de amonio o urea (Szpak, 2014). En este sentido, existe una fuerte posibilidad de que la vegetación en las zonas costeras pueda ser enriquecida en nitrógeno por fuentes marinas (por ejemplo, las aves marinas; Szpak et al., 2012) o teniendo en cuenta, sobre todo, el fuerte sistema de surgencia que ejerce su influencia en la costa chilena (Szpak et al., 2012). De hecho, el sitio Pilauco está a sólo 50 km del Océano Pacífico (hacia el oeste). Por otra parte, si los gonfoterios siguieron rutas regulares de la migración y/o retornaban a menudo por los mismos lugares de tránsito (por ejemplo, lugares de alimentación, fuentes de agua), las plantas que crecen en estas localidades pueden haber sido "fertilizadas" con el estiércol y orina de los gonfoterios (Metcalf et al., 2013). La coprofagia (consumo directo de heces) también se ha considerado como una explicación para valores altos de la $\delta^{15}\text{N}$ en mamuts (por ejemplo, van

Geel et al., 2011). Además, debido a que el sitio de Pilauco era una llanura de inundación, caracterizada por una alta diversidad de plantas y abundancia de recursos hídricos, este hecho podría haber determinado la coexistencia prolongada en el tiempo de diferentes especies de megafauna en el sitio. Por tanto, los fenómenos de fertilización y coprofagia probablemente no deberían haber sido exclusivos de la dinámica de la migración en las poblaciones de gonfoterios.

Antecedentes de los componentes químicos de la precipitación, realizados en el Centro–Sur de Chile, han indicado que reflejarían una de las aproximaciones más cercanas a las condiciones pre-industriales en el mundo (Galloway et al., 1996). Algunos estudios realizados en la Cordillera de la Costa (40–42°S), se han referido a la influencia oceánica en la química de la precipitación (Hedin y Hetherington, 1996), y las tasas de deposición del nitrógeno inorgánico ($\text{NO}_3\text{-N} + \text{NH}_4\text{-N}$) que se han estimado (Oyarzún et al. 1998), cuyos valores fueron inferiores a los registrados en las zonas con más baja contaminación en Europa (Torseth y Semb, 1997). Los estudios sobre los flujos de agua y la precipitación química en bosques ubicados a 1120 m s.n.m en la Cordillera de los Andes (40°46 'S), indicaron una ingesta inorgánica de nitrógeno por precipitación húmeda mayor que los estudios de la Cordillera de la Costa (Godoy et al., 1999). En nuestra área de estudio, no sólo la actividad intensiva del ganado sería responsable de las emisiones de nitrógeno, sino que también el aumento de los procesos de desnitrificación en el suelo saturado por abundantes precipitaciones durante el invierno, produciendo N_2O (óxido de nitrógeno). Además, la niebla y los compuestos adicionales del nitrógeno, a menudo, corresponden a ingresos no detectados, que son otros componentes

relevantes que sería necesario cuantificar respecto a futuros estudios biogeoquímicos en los ecosistemas forestales en ambas cordilleras (Weathers, 1999). Muchas fuentes de nitrógeno del ecosistema de la Nordpatagonia de Chile podrían haber influido en los valores isotópicos de la megafauna del sitio Pilauco. Sin embargo, los bajos valores de la vegetación moderna en la Cordillera de los Andes y de la Costa, y sobre todo, los bajos valores isotópicos en el del registro fósil de los gonfoterios desde localidades distintas al sitio Pilauco (38°–42°S), obligan a no descartar ninguna fuente de nitrógeno, ya que las diferencias son muy significativas entre la megafauna del sitio Pilauco y los gonfoterios de los alrededores a este.

Finalmente, en la primera investigación extensa al sur del ecuador, (Pino et al., en prensa), se ha reportado un estrato de 12.800 años en Pilauco que exhibe abundancias máximas en platino, paladio, oro y Fe de alta temperatura relacionados con esférulas de impacto, ricas en Cr, y granos de hierro nativos, raramente encontrados en la Tierra. Además, las esférulas ricas en Cr están presentes en el sitio Pilauco pero no están presentes en ~ 50 otros sitios en los cuatro continentes; esto sugiere fuertemente que uno o más impactos ocurrieron en terreno basáltico rico en Cr cerca del sitio Pilauco ~ 12.800 años cal A.P. Por tanto, no deberíamos descartar la influencia de este evento extraterrestre en los valores de la $\delta^{15}\text{N}$, como se observó en capas tomadas de núcleos de turba en el sitio del evento de Tunguska en el año 1908, que produjo grandes anomalías isotópicas en C, N y H (es decir, Kolesnikov et al., 2003). Sin embargo, la gran mayoría de la megafauna del sitio Pilauco ha sido registrada entre 15.800 y 13.100 años cal A.P., por tanto, el evento extraterrestre no se superpone con la megafauna estudiada en nuestro trabajo.

Nuevas metodologías en el futuro deberían probar la relación entre los valores isotópicos en la megafauna y la influencia de un impacto cósmico en la Nordpatagonia de Chile.

10.3.5.8. Paleobiología

Las características paleobiológicas en mamíferos (por ejemplo, la dentición) y su relación con la taxonomía se han utilizado tradicionalmente para inferir paleohabitats (Andrews, 1996). Pero en los últimos años ha habido más énfasis en los enfoques independientes de la taxonomía (por ejemplo, isótopos estables) (Andrews y Hixson, 2014), ya que estos métodos pueden detectar el ambiente y dieta en el momento de vida del mamífero.

En relación con el valor de la $\delta^{13}\text{C}$, al aplicar la prueba *post hoc*, observamos que existen diferencias significativas entre *Notiomastodon platensis*-*Equus andium* ($p = 0,0$) y *Notiomastodon platensis*-*Xenarthra* indet. ($p = 0,03$). Por tanto, aplicando el valor que limita las áreas más abiertas y más boscosas ($\delta^{13}\text{C} = -27,5 \text{ ‰}$), indica la ocupación de diferentes habitats, por ejemplo, algunos taxones como équidos y xenartros ocuparon regularmente el sitio Pilauco (hábitat más abierto) y los gonfoterios ocuparon lugares más cerrados o boscosos. El análisis del microdesgaste dental y los análisis de los microfósiles desde el cálculo dental confirmaron esta interpretación para los gonfoterios en la Nordpatagonia de Chile.

Con respecto a los valores de la $\delta^{15}\text{N}$, observamos que existe una diferencia significativa entre *Notiomastodon platensis*-*Equus andium* ($p = 0,001$). Esta diferencia entre los taxones puede indicar el consumo de

diferentes tipos de plantas. Sin embargo, como ya hemos comentado, los valores de la vegetación moderna no se superponen con la megafauna del sitio Pilauco. Lo que indicaría que la megafauna no estaba consumiendo las especies de vegetación actuales, o tal vez, debido al efecto de otros factores tales como aquellos que discutimos anteriormente (por ejemplo, el pastoreo). Esto es respaldado por el hecho de que los gonfoterios que no pertenecen al sitio Pilauco, se superponen con los valores del ciervo *Pudu puda* y con parte de los valores en la vegetación moderna.

Tal como hemos comentado en la discusión *multiproxy*, de acuerdo con el comportamiento respecto a la dieta en los herbívoros, se han descrito categorías estrictas de dietas basadas tradicionalmente en la morfología dental (por ejemplo, ramoneadores, pastadores). Tales deducciones pueden ser correctas al interpretar la dieta de un linaje en términos evolutivos (Lister, 2014). Sin embargo, la dieta puede cambiar significativamente en escalas de tiempo ontogenéticas y ecológicas (Davis y Pineda-Muñoz, 2016). En consecuencia, hoy en día, la creciente aplicación de otros *proxies* no morfológicos han evidenciado variabilidad en los registros de la dieta, incluso en poblaciones de la misma especie (Andrews y Hixson, 2014). Aquí, los taxones estudiados son ejemplos de esta variabilidad. *Notiomastodon platensis* se considera un ramoneador (Fox y Fisher, 2004), sin embargo, la evidencia mostró que es un herbívoro con dieta de alimentación mixta en distintas localidades de América del Sur (por ejemplo, Asevedo et al., 2012). Asimismo, *Hemiauchenia* se caracteriza por el comportamiento de pastoreo, que ocupa hábitats más áridos (Menégaz y Ortiz Jaureguizar, 1995), sin embargo, el registro en el sitio Pilauco contradice la afirmación anterior. Además, los

estudios del género *Hemiauchenia* de otras áreas de América, han mostrado un comportamiento ramoneador y una dieta de alimentación mixta (por ejemplo, Feranec, 2003; Semprebon y Rivals, 2010). Respecto a la especie de caballo *E. andium*, exhibe diferencias ambientales en América del Sur; de C₃-C₄ (Ecuador; Prado et al., 2011; Domingo et al., 2012;) a un ambiente C₃ (Chile; González-Guarda et al., 2017). Con respecto a los xenartros, los dientes son morfológicamente simples y no proporcionan información inequívoca sobre su dieta (por ejemplo, Bargo et al., 2006); sin embargo, las diferencias en la morfología del cráneo y la mandíbula entre diferentes taxones han arrojado evidencia de posibles mecanismos de alimentación (por ejemplo, Vizcaíno et al., 2011). Recientemente, un estudio en el colágeno, indicó que los xenartros fueron exclusivamente herbívoros (Bocherens et al., 2017). Sin embargo, estudios previos indicaron que el grupo pudo haber tenido representantes insectívoros (Genise y Fariña, 2012) y carnívoros (Fariña, 1996). En Chile, debido a su amplia distribución, desde la Región de Tarapacá (20°S-69°O; *Megatherium*) hasta la Región de Magallanes y Antártida Chilena (53°S-70°W; *Myloodon*), esto refleja que los xenartros poseían una gran adaptabilidad a diferentes climas y dietas durante el Pleistoceno Superior.

En Pino et al., (2013) indicaron que los registros de los caballos y los camélidos son consistentes con el ambiente interpretado desde la interpretación en el polen, que se caracteriza por áreas abiertas con dominancia de pastos y Asteraceae en el sitio Pilauco. Esta afirmación se basa en el rango de adaptación potencial de la dieta óptima (es decir, la función de la morfología dental). Sin embargo, los *proxies* que se han utilizado recientemente para interpretar el ambiente y la dieta de los mamíferos en la

Nordpatagonia Occidental, han mostrado que las dietas de los animales parecen estar más influenciados por la disponibilidad de los recursos que por el rango dietario potencial de los taxones. Es decir, según lo que suponemos de la información ambiental anterior (es decir, polen), la recolonización de la biomasa forestal fue muy rápida en la Nordpatagonia Occidental de Chile (por ejemplo, Moreno et al., 2015). En consecuencia, durante la cronología del sitio Pilauco, el patrón a nivel regional era un ambiente forestal. Entonces, no es correcto inferir una dieta pastadora para la megafauna del sitio Pilauco, porque este sitio puede haber correspondido a una excepción ambiental (es decir, un microhábitat) en la Nordpatagonia. Pero a su vez, tampoco se puede afirmar de manera definitiva que se tratara de una dieta ramoneadora, primero, debido a que el estado del arte de la dieta en la megafauna de la Nordpatagonia recientemente está tomando forma. Segundo, los valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{colágeno}}$ en camélidos, équidos y xenartros fueron más altos que $-27,5\text{‰}$ (Drucker et al., 2003), por tanto, podrían hacernos pensar que los pastos y las hierbas también eran parte de su dieta (aunque algunos équidos presentaron valores de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$ típicos de dosel cerrado; González-Guarda et al., 2017) (los valores más negativos de América del Sur).

En definitiva, aunque el sitio Pilauco exhibe un hábitat en mosaico (con la presencia mayoritaria de elementos no arbóreos) y que la megafauna analizada tiene diferentes tipos de dentición (lo que abre la posibilidad a diferentes tipos de dietas), la megafauna estudiada continuó mostrando el patrón de ambiente forestal para la Última Terminación Glacial. Esto es interesante, porque los valores altos de la $\delta^{15}\text{N}$ no solo estarían en el ensamble de la vegetación que caracteriza al sitio Pilauco, sino también en las zonas más

cerradas y lejos del sitio.

Por tanto, el sitio Pilauco, a lo largo de su historia en el Pleistoceno, podría haber sido un microhábitat: un área semi-abierta, caracterizada por un mosaico de vegetación y rodeada por un bosque de dosel cerrado; ambos bajo un clima lluvioso-templado. Un clima que, forzado por el fortalecimiento de los vientos del oeste, suministraba una gran cantidad de agua meteórica al sinuoso antiguo río Damas, y que junto con el deshielo de los glaciares, proporcionaba abundante agua sobre la llanura aluvial del área de Pilauco; lo que pudo haber aumentado la capacidad de carga del ecosistema del sitio. Un sitio, que ilustra la inestabilidad del clima hacia el final de la Edad de Hielo; a veces, con episodios de reversiones frías, que cubrían el paisaje con los elementos más higrófilos del bosque Nordpatagónico, y otros episodios, con temperaturas inusuales que nos hacen recordar años tan calurosos como los de hoy en día (Fig. 59).

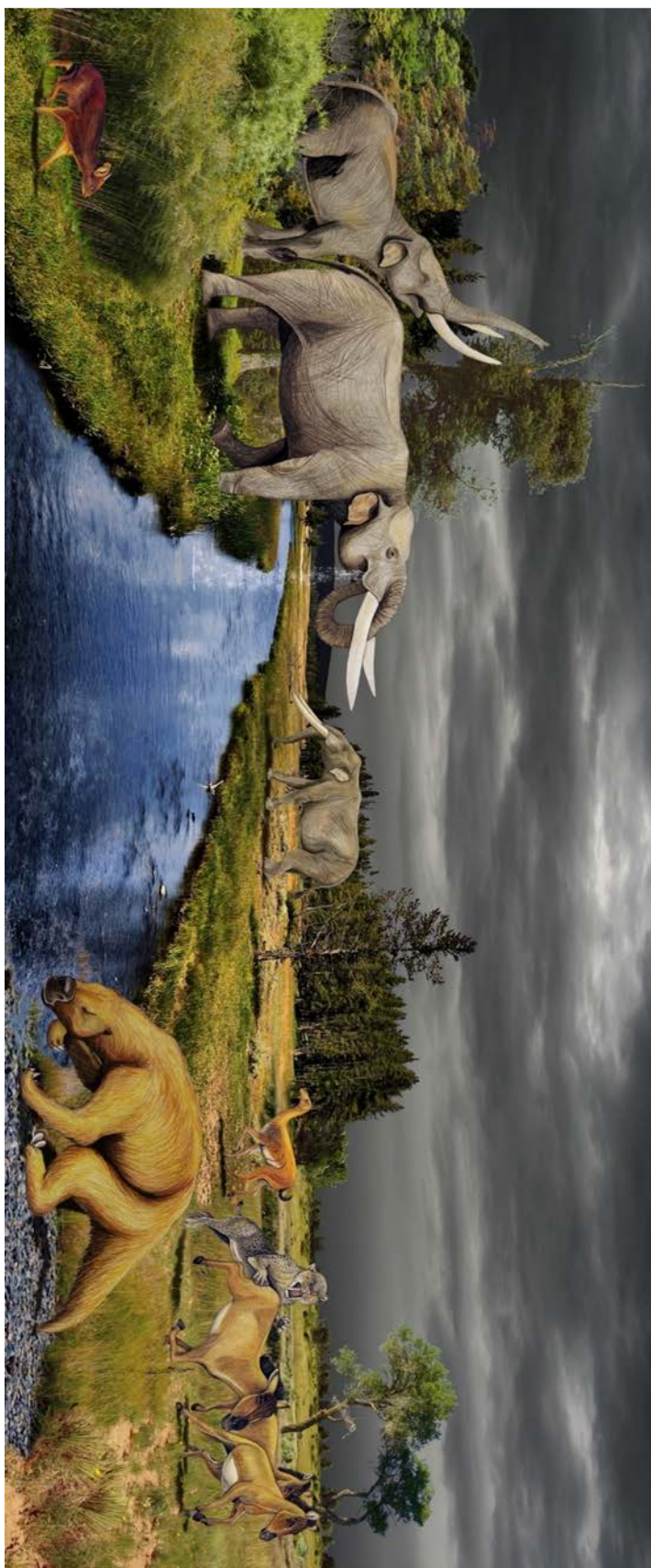


Figura 59. Reconstrucción artística del sitio Pilauco.

10.3.6. Conclusiones

Los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ del colágeno están de acuerdo con los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ en la bioapatita obtenidos en los taxones del sitio Pilauco. Es decir, exhiben un ambiente boscoso y húmedo, también están de acuerdo con los anteriores estudios paleoambientales a nivel regional (por ejemplo, el polen). Sin embargo, la megafauna del sitio Pilauco habitaba en ambientes más abiertos en comparación con la fauna moderna (por ejemplo, *Pudu puda*). Probablemente, en un microhábitat caracterizado ecológicamente como ecotono.

Los altos valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en la megafauna del sitio Pilauco, no son consistentes en comparación con la vegetación y fauna moderna. Por el contrario, interesantemente, los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en los gonfoterios de las localidades distintas al sitio Pilauco son concordantes con la vegetación y fauna moderna, y a la vez, son más consistentes con el clima de la Última Terminación Glacial.

Claramente, el patrón ambiental húmedo y frío no fue el causante de los altos valores de la $\delta^{15}\text{N}$, a la inversa, un evento climático asociado con altas temperaturas podría haber ejercido algún efecto inusual en los valores. Por tanto, las causas deberán ser buscadas en algunos de los factores discutidos en este estudio, ya que al comparar el sitio Pilauco con otros sitios faunísticos y polínicos (en el contexto de cronologías contemporáneas), el sitio presenta "anomalías".

Cabe señalar que los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en la megafauna del sitio Pilauco, son relativamente bajos en comparación con los altos valores de la

Región Pampeana. Por tanto, estudiar el colágeno desde diferentes lugares de América del Sur, nos permitirá distinguir con mayor precisión el entorno en el cual vivía la megafauna – incluso las mismas especies de mamíferos en diferentes ambientes – sin embargo, las interpretaciones en la dieta siempre serán limitadas, siempre y cuando, no se hayan estudiado los procesos que afectan a los valores modernos de la $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, tanto en diferentes regiones y contextos climáticos particulares.

Por último, este trabajo constituye un paso importante con el objetivo de tratar de comprender en futuros estudios, cómo interactuaron las principales variables ambientales (por ejemplo, la disponibilidad de agua, disponibilidad de nutrientes, fuego y herbivoría) y cómo influyeron en la dinámica y estructura del ecosistema de la Patagonia chilena durante la Última Terminación Glacial.

CAPÍTULO 11.

11. CONCLUSIONES Y PROYECCIONES

GLOBALES DE LA TESIS

11.1. Conclusiones

11.1.1 Paleoambiente y Paleoclima

El objetivo de esta tesis doctoral fue conocer la autoecología de los gonfoterios de Chile Central (31°–42°S). Uno de los componentes de la autoecología a conocer, es el paleoambiente y el paleoclima bajo el cual los mamíferos vivían. Como ya se ha mencionado en esta investigación, el paleoambiente y el paleoclima son susceptibles de ser interpretados de forma más precisa mediante el análisis de los isótopos estables. El paleoambiente puede ser detectado principalmente por la $\delta^{13}\text{C}_{\text{bioapatito}}$, en términos de indicar los tipos de vegetación que pueden co-existir en un paisaje. Específicamente, puede indicar rangos de vegetación bajo el cual el mamífero habitó.

El paleoclima puede ser interpretado por todos los isótopos estables, sin embargo, el más utilizado es el $\delta^{18}\text{O}$. Este isótopo puede ser utilizado para inferir, por ejemplo, la temperatura media anual y el ^{18}O del agua meteórica.

11.1.1. Paleoambiente

Los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ (bioapatito y colágeno) indican una tendencia hacia una cobertura de vegetación forestada, ya sea, tanto en el Centro-Norte como en el Centro-Sur de Chile. Aunque en el Centro-Norte, este estudio ha

detectado algunos valores muy positivos en la $\delta^{13}\text{C}$, lo cual indicaría ambientes de pastizales (*grasslands*).

Esta tendencia hacia ambientes forestados coincide con el ambiente interpretado por el registro de polen para el área de estudio durante la Última Terminación Glacial en el tramo latitudinal (38° – 42°S). Sin perjuicio de lo anterior, los isótopos estables solo indican un rango con diferentes tipos de vegetación (por ejemplo, hierbas o árboles) que probablemente estaban consumiendo. En este contexto, la existencia de ambientes de pastizales no debe ser descartada en ninguna de las áreas estudiadas, ya que el rango ambiental más común encontrado en este estudio (en el carbono desde el bioapatito), fue el rango que va desde un ambiente arbolado y mésico a pastizales C_3 . En principio, este *proxy* podría parecer impreciso, sin embargo, la ventaja de estos rangos es que proporciona los tipos probables de vegetación que hay en el ambiente, y que finalmente son susceptibles de ser parte de la dieta de los mamíferos.

11.1.1.1. *Paleoclima*

En términos paleoclimáticos, los valores estimados de la $\delta^{13}\text{C}_{\text{dieta,meq}}$ y la precipitación media anual, junto con los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ apuntan hacia un fuerte gradiente latitudinal entre el Centro-Norte y Centro-Sur. En general, los gonfoterios desde el Centro-Norte y el Centro-Sur presentaron valores de la $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ y valores en la temperatura media anual que concuerdan bien con los ambientes interglaciares. Así, se puede inferir que los patrones de circulación atmosférica, los valores de $\delta^{18}\text{O}_{\text{aguameteórica}}$ y las temperaturas, al

menos durante la Última Terminación Glacial, fueron similares a las de hoy en día.

Sin embargo, los resultados obtenidos en el estudio realizado acerca del colágeno de la megafauna del sitio Pilauco, indican que hay que tener precaución al realizar relaciones directas entre los gradientes de aridez/humedad. Por ejemplo, esta precaución se fundamenta debido a que bajo un contexto ambiental húmedo en el sitio Pilauco, los valores de la $\delta^{15}\text{N}$ fueron altos; valores que no tuvieron ningún grado de solapamiento con los valores modernos de la vegetación y del ciervo moderno analizado. Por consiguiente, los disturbios en el suelo, tales como el exceso de pastoreo e incendios, podrían ser factores más relevantes que el clima cuando se quiere buscar una explicación a los altos valores de la $\delta^{15}\text{N}$ en la vegetación consumida por la megafauna.

11.1.2. Dieta

Los isótopos estables son efectivos para distinguir si un mamífero está consumiendo vegetación caracterizada por una vía fotosintética C_3 o C_4 . En este estudio la vegetación consumida fue C_3 . Solo un gonfoterio proveniente desde el sitio Tagua Tagua mostró el consumo de vegetación C_4 .

Como se comentó anteriormente, específicamente el carbono en el bioapatito, solo proporciona un rango con tipos de vegetación. No obstante, los valores bajos en el carbono (bioapatito y colágeno) aumentan la probabilidad de un ambiente caracterizado por árboles y arbustos. Los bajos valores en el

carbono están dados principalmente por el pobre reciclaje del carbono debido al efecto dosel.

Sin embargo, tanto las áreas abiertas (pastizales o praderas) como los bosques, poseen hierbas y pastos en distintos porcentajes de abundancias. Por consiguiente, existe la probabilidad del consumo de hierbas por parte de los gonfoterios en un área boscosa; tal como lo indicaron los resultados isotópicos. Así, el estudio *multiproxy* emerge como un método esencial para determinar específicamente la dieta consumida por los gonfoterios; en términos de árboles, arbustos, hierbas, pastos, vegetación acuática o una mezcla de todas estos componentes.

Particularmente, el análisis de los microfósiles desde el cálculo dental y el análisis del microdesgaste dental arrojaron los mismos resultados; un patrón caracterizado por una dieta basada en árboles y arbustos, tanto en el Centro-Norte y Centro-Sur de Chile.

Sin embargo, de manera excepcional, en algunas muestras se pudo observar dos situaciones: i) un ambiente de dosel cerrado (valores empobrecidos en el carbono) pero con un consumo significativo de hierbas y ii) un ambiente relativamente abierto (valores enriquecidos en el carbono) pero con un consumo muy alto de árboles y arbustos.

11.1.3. Escala de resolución temporal de los *proxies*

Los *proxies* proporcionan diferentes escalas de resolución temporal, que se combinaron para evaluar los patrones de la dieta y el hábitat. Se observó que existe concordancia entre el rango de los recursos de la dieta, registrados

durante los primeros años de la formación del bioapatito en el esmalte dental (un bosque de baja densidad a pradera mélica de vegetación C₃), y la dieta registrada durante la última semana o meses de la vida de los gonfoterios (un patrón dietario dominado por el consumo de árboles y arbustos con bajos porcentajes de hierbas en casi todas las muestras).

Sin embargo, hay algunas gonfoterios que muestran el rango isotópico mayoritario, pero el análisis de los microfósiles desde el cálculo dental y el análisis del microdesgaste dental exhiben una dieta enteramente basada en árboles y/o arbustos.

También, el enfoque *multiproxy* pudo detectar patrones en la dieta en diferentes momentos de la historia de vida de un gonfoterio (sitio Tagua Tagua); el consumo de vegetación en áreas abiertas C₃–C₄ durante los años de formación del bioapatito y un porcentaje equilibrado de árboles, arbustos, hierbas y vegetación acuática durante el último estadio de su vida.

11.2. Proyecciones

La forma del diente (morfología) se ha utilizado históricamente para evaluar la función dental (la dieta) en una relación de uno a uno. Pero existen discrepancias entre la forma del diente y la función. La correspondencia entre la forma del diente y la función se cumple cuando se considera la morfología bruta en relación con la dieta general de un taxón de orden superior (por ejemplo, tribu, familia o superior) a grandes escalas geográficas. Sin embargo, se descompone cuando se consideran especies, poblaciones e individuos a escalas temporales locales y cortas. En este contexto, esta tesis constituye un

gran avance entorno a dilucidar la “real” dieta y ambiente en el cual vivieron los gonfoterios de Chile. También esta tesis invita a maximizar los esfuerzos hacia los estudios *multi-proxies*, ya que es muy riesgoso realizar interpretaciones utilizando un solo *proxy*. Por consiguiente, el camino investigativo a recorrer en las futuras investigaciones, es proseguir con el enfoque *multiproxy* en otros taxones, e iniciar estudios de muestreo secuencial (para el caso de los isótopos) para interpretar estacionalidad y periodos de reproducción.

11.2.1. Colágeno

Afortunadamente, Chile presenta varias ventajas para obtener información confiable desde el punto de vista metodológico: por ejemplo, posee una buena conservación del colágeno en los fósiles de megafauna, lo cual invita a seguir muestreando especímenes para datación radiocarbónica. Estos fechados, ayudarán a interpretar mejor las correlaciones paleoclimáticas y darán un mayor soporte a los modelamientos sobre la extinción de la megafauna. La buena preservación del colágeno en Chile, posiciona a la base de datos de colágeno en gonfoterios, presentada en esta tesis, como la más importante en América del Sur.

Particularmente, los bosques del Centro-Sur de Chile, no han sido afectados dramáticamente por la contaminación post-revolución industrial (por ejemplo, nitrógeno inorgánico). Este escenario, debe motivarnos a estudiar la dinámica isotópica de la vegetación con mucho más detalle que la realizada en esta tesis, con el propósito de realizar mejores calibraciones entre los valores isotópicos del Pleistoceno Superior y aquellos actuales.

11.2.2. Oxígeno

Es esencial considerar las fuentes de origen (por ejemplo, océano, precipitación, vegetación) del ^{18}O para una mejor interpretación paleoclimática.

Chile, al ser un país con una orografía muy accidentada y con una fuerte influencia oceánica; en consecuencia, es relevante determinar las fuentes del ^{18}O ingerida por los mamíferos del área, y posteriormente por la megafauna fósil, ya que, existe la posibilidad que los valores de la $\delta^{18}\text{O}$ detectados en la megafauna, no sean los mismos valores de la precipitación proveniente del océano, respecto a aquellas precipitaciones provenientes desde la Cordillera de los Andes.

11.2.3. Carbono

Los rangos de hábitat mostrados por el carbono, exhiben una tendencia hacia ambientes más cerrados, sin embargo, abren la posibilidad de ambientes más abiertos (principalmente en el Centro-Norte). Para observar la probable estacionalidad en el consumo de vegetación de los gonfoterios (también de la ingesta de agua) se necesita realizar un estudio de muestreo secuencial en el esmalte (*sequential sampling of enamel*).

11.2.4. Análisis del microdesgaste dental y análisis de los microfósiles desde el cálculo dental

Los valores isotópicos solo dan un rango de hábitat y “sugieren” una probable dieta. Los análisis del microdesgaste dental y análisis de los microfósiles desde el cálculo dental pueden ser más específicos para asignar patrones en la dieta, aunque solo para los últimos estadios de vida del mamífero. La importancia de la aplicación de estos *proxies*, apunta al hecho de que se observó el consumo de vegetación arbórea en individuos con valores cercanos a ambientes mas abiertos; lo cual lleva a plantear la siguiente situación y pregunta: si los valores isotópicos del carbono en el bioapatito registrados en el resto de gonfoterios de América del Sur, apuntan a ambientes más abiertos en comparación al ambiente detectado para Chile (más forestado); ¿la utilización de estos *proxies* no isotópicos podrá detectar la misma señal forestada encontrada en Chile, por ejemplo en Argentina, Ecuador etc?

Los resultados de esta tesis invitan a seguir en la línea de la aplicación del enfoque *multi-proxy* sobre la megafauna de América del Sur.

ANEXOS

Multiproxy evidence for leaf-browsing and closed habitats in extinct proboscideans (Mammalia, Proboscidea) from Central Chile

Erwin González-Guarda^{a,b,c,1}, Alia Petermann-Pichincura^{a,d}, Carlos Tornero^{a,e}, Laura Domingo^{b,f}, Jordi Agustí^{a,g}, Mario Pino^d, Ana M. Abarzúa^d, José M. Capriles^h, Natalia A. Villavicencioⁱ, Rafael Labarca^d, Violeta Tolorza^d, Paloma Sevilla^b, and Florent Rivals^{a,e,g}

^aBiomolecular Laboratory, Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, 43007 Tarragona, Spain; ^bDepartamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, Spain; ^cÁrea de Arqueología, Gestión Ambiental S.A., 7550000 Santiago, Chile; ^dInstituto de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, 5090000 Valdivia, Chile; ^eÁrea de Prehistoria, Universitat Rovira i Virgili, 43002 Tarragona, Spain; ^fEarth and Planetary Sciences Department, University of California, Santa Cruz, CA 95064; ^gInstitució Catalana de Recerca i Estudis Avançats, 08010 Barcelona, Spain; ^hDepartment of Anthropology, The Pennsylvania State University, University Park, PA 16802; and ⁱDepartamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, 8320000 Santiago, Chile

Edited by Nils Chr. Stenseth, University of Oslo, Oslo, Norway, and approved July 23, 2018 (received for review March 18, 2018)

Proboscideans are so-called ecosystem engineers and are considered key players in hypotheses about Late Pleistocene megafaunal extinctions. However, knowledge about the autoecology and chronology of the proboscideans in South America is still open to debate and raises controversial views. Here, we used a range of multiproxy approaches and new radiocarbon datings to study the autoecology of Chilean gomphotheres, the only group of proboscideans to reach South America during the Great American Biotic Interchange (~3.1 to 2.7 million years before present). As part of this study, we analyzed stable isotopes, dental microwear, and dental calculus microfossils on gomphotheres molars from 30 Late Pleistocene sites (31° to 42°S). These proxies provided different scales of temporal resolution, which were then combined to assess the dietary and habitat patterns of these proboscideans. The multiproxy study suggests that most foraging took place in relatively closed environments. In Central Chile, there is a positive correlation between lower $\delta^{13}\text{C}$ values and an increasing consumption of arboreal/scrub elements. Analyses of dental microwear and calculus microfossils have verified these leaf-browsing feeding habits. From a comparative perspective, the dietary pattern of South American gomphotheres appears to be constrained more by resource availability than by the potential dietary range of the individual taxa. This multiproxy study is aimed at increasing knowledge of the life history of gomphotheres and thus follows an issue considered one of the greatest challenges for paleontology in South America, recently pointed out by the need to thoroughly understand the role of ecological engineers before making predictions about the consequences of ecosystem defaunation.

stable isotopes | dental calculus | dental microwear

Based on the dental morphology evolution of herbivorous mammals, different dietary categories have been recognized (i.e., browsers, grazers, and mixed feeders), which have allowed the interpretation of dietary patterns of mammalian lineages in evolutionary terms (1). However, dietary patterns can change significantly over ontogenetic and ecological timescales (2), and therefore there might be a decoupling between dental morphology and dietary preferences. This decoupling has been observed with the increasing application of other independent, nonmorphological proxies (3), which have evidenced “unexpected” dietary records either in extinct or modern taxa.

This demonstrated that variability in dietary patterns may correspond to some type of dietary plasticity, inherent to the taxon under study (e.g., the presence of putative cellulose-digesting microbes) (4), which could be more determining than dental morphology. A drastic environmental change may also trigger a shift in the resource and habitat use for a specific taxon,

which might remain undetected if only dental morphology is investigated.

To overcome these current limitations, multiple sources of evidence can provide a wider perspective to infer the dietary preferences of a specific taxon and the environment where it lived. The application of a multiproxy investigation to a single taxon and to a single anatomical element provided solid data on resource and habitat use, as well as on the lifestyle of extinct fauna, leading to the formulation of previously unasked questions.

We performed a multiproxy study approach to better characterize the diet of *Notiomastodon platensis* from Chile (probably the only species of gomphotheres that inhabited Chile), since they are known to have developed a flexible lifestyle, which lay behind their successful spread into South America (5). We focused on Central Chilean territory (31° to 42°S) (Fig. 1) due to two factors. First, from a paleoenvironmental point of view, this area represents one of the most thoroughly researched areas of South America (SI Appendix, Fig. S1). This, in turn, provides us with a greater and more precise number of proxies derived from different paleontological disciplines to deal with. Second, the

Significance

The multiproxy approach represents a novel methodology and a unique opportunity to obtain a more detailed view of ancient resource use. Our multiproxy study, carried out on gomphotheres from Chile, widens potential occupied habitats to closed-canopy forests. This habitat variability supports the hypothesis that the diet of gomphotheres appears to be more constrained by resource availability than by the potential dietary range. We strongly recommend the use of a multiproxy approach, where morphology analyses are complemented by other sources of information. This approach prevents misleading conclusions about the origin of the proxy's signal from arising, such as a leaf-browsing diet inferred from the dental calculus and microwear not necessarily being indicative of humidity.

Author contributions: M.P., A.M.A., R.L., and P.S. designed research; J.A. and V.T. performed research; A.P.-P., L.D., N.A.V., and F.R. contributed new reagents/analytic tools; C.T. and J.M.C. analyzed data; and E.G.-G. and F.R. wrote the paper.

The authors declare no conflict of interest.

This article is a PNAS Direct Submission.

This open access article is distributed under Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives License 4.0 (CC BY-NC-ND).

¹To whom correspondence should be addressed. Email: erwingonzalezguarda@gmail.com.

This article contains supporting information online at www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1804642115/-DCSupplemental.

Published online August 27, 2018.

Anexo 1. Primera página de la publicación *Multiproxy evidence for leaf-browsing and closed habitats in extinct proboscideans (Mammalia, Proboscidea) from Central Chile* publicada en la revista *Proceedings of the National Academy of Sciences*.



Late Pleistocene ecological, environmental and climatic reconstruction based on megafauna stable isotopes from northwestern Chilean Patagonia



Erwin González-Guarda^{a, b, e, *}, Laura Domingo^{b, c, d}, Carlos Tornero^e, Mario Pino^a, Manuel Hernández Fernández^{b, c}, Paloma Sevilla^b, Natalia Villavicencio^g, Jordi Agustí^{e, f}

^a Instituto de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile

^b Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, Spain

^c Departamento de Geología Sedimentaria y Cambio Medioambiental, Instituto de Geociencias (CSIC, UCM), 28040, Madrid, Spain

^d Earth and Planetary Sciences Department, University of California Santa Cruz, Santa Cruz, CA 95064, USA

^e Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES), C. Marcel·lí Domingo s/n, Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain

^f ICREA, IPHES, Institut català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, Universitat Rovira i Virgili, c/ Marcel·lí Domingo s/n (Edifici W3), Campus Sescelades, E-43007 Tarragona, Spain

^g Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Chile

ARTICLE INFO

Article history:

Received 15 March 2017

Received in revised form

22 June 2017

Accepted 28 June 2017

Keywords:

Stable isotopes

Megafauna

Pilauco

Northwestern Patagonia

South America

late Pleistocene

ABSTRACT

Stable isotope analyses have been performed on the bioapatite ($\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{18}\text{O}$) and collagen ($\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$) of four late Pleistocene South American megafaunal taxa (*Notiomastodon platensis*, *Equus andium*, cf. *Hemiauchenia paradoxa* and *Xenarthra* indet.) to evaluate paleoclimatic and paleoenvironmental conditions as well as paleoecological features of this time period. The analyzed megafauna was found at several locations in the northwestern Chilean Patagonia (38° – 42°S , 74° – 71°W). The bioapatite $\delta^{13}\text{C}$ values indicated the presence of C_3 vegetation ranging from forestal to woodland areas. The collagen $\delta^{15}\text{N}$ values pointed to temperate and humid ecosystems, and to the consumption of shrubs, trees, grasses and sedges. Mean annual temperatures estimated from bioapatite $\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$ values show a similarity to modern temperatures and suggested that the megafauna under study may have lived during warm stages (interstadials) of the late Pleistocene. When comparing our results with those obtained from other South American regions, we find that the diet of this particular Chilean megafauna appears to have been more influenced by resource availability than by the potential dietary range of the taxa.

© 2017 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Studies of the vegetation of northwestern Patagonia (NP) at the end of the late Pleistocene indicate that during this time the region was cooler and wetter than it is today (Moreno et al., 2015). In the southern hemisphere, however, from the Last Glacial Termination (LGT = ~18 thousand years before present; kyr BP) onwards, a process of deglaciation took place (Denton et al., 2010). This led to the expansion of closed-canopy forests and to an increase in temperatures (Moreno et al., 2015). Approximately 20 sites with

fossil mammal records have thus far been found in NP, ranging in date between ~32 and 12.5 kyr BP. They are characterized by a significant number of megafauna taxa (Gomphotheriidae, Equidae, Camelidae, Cervidae, Mephitidae, Mylodontidae and Ursidae (Pino et al., 2013) found in different states of preservation.

The data used to reconstruct the vegetation structure of the study area have primarily been obtained from pollen studies (Moreno et al., 2015 and references therein), and they constitute an important source from which to draw information on paleodiets. Pollen studies have been the essential basis in the reconstruction of the vegetation structure present in the studied area (Moreno et al., 2015 and references therein) and they constitute an important complement for the inference of paleodiets. Although there have been studies of pollen and plant macrofossils in coprolites that provide solid data regarding the paleodiet of specific taxa (e.g.,

* Corresponding author, Instituto de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Campus Isla Teja Valdivia, Edificio Pugin, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

E-mail address: e.gonzalezguarda@gmail.com (E. González-Guarda).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.06.035>

0277-3791/© 2017 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Anexo 2. Primera página de la publicación *Late Pleistocene ecological, environmental and climatic reconstruction based on megafauna stable isotopes from northwestern Chilean Patagonia*, publicada en la revista *Quaternary Science Reviews*.

REFERENCIAS

- Abarzúa, A. M., y Moreno, P. I., (2008). Changing fire regimes in the temperate rainforest region of southern Chile over the last 16,000 yr. *Quaternary Research*, 69(1), 62–71.
- Abarzúa, A., y Gajardo-Pinchicura, A., (2008). ¿ Y qué nos cuentan los polen?: La historia climática y vegetacional del sitio Pilauco. Pilauco: Un sitio complejo del Pleistoceno tardío. Osorno, Norpatagonia chilena, 49–54.
- Abarzúa, A.M, Lobos V, y Martel-Cea J.A, (2016) ¡Pequeño testigo de grandes cambios!: polen, semillas y carbono escondidos bajo tierra. In: Pino, M. (Ed.), El Sitio Pilauco. Osorno, Patagonia Noroccidental de Chile. Universidad Austral de Chile, pp 112-127. TAQUACH. ISBN 978-956-9412-77-6
- Abraham E.M., Garleff K., Liebricht H., Regairaz A.C., Schäbitz F., Squeo F.A., Stingl H. y Villagrán C. (2000). Geomorphology and Paleoecology of the Arid Diagonal in southern South America. *Zeitschrift für Angewandte Geologie* SH1: 55–61.
- Acosta, M. C., Mathiasen, P., y Premoli, A. C. (2014). Retracing the evolutionary history of *Nothofagus* in its geo-climatic context: new developments in the emerging field of phylogeology. *Geobiology*, 12(6), 497–510.
- Adde, S y Duarte, C. (1990). O papel do calculo dentario na carie e doença periodontal. *Revista de associacao paulista de cirurgioes dentistas* 44 (6): 313–316.
- Aguilera, F., (2010). Análisis de un molar de omnívoro de la megafauna del Pleistoceno Tardío, Sitio Pilauco, Osorno, Chile. Unpublished tesis de grado presentada como parte de los requisitos para optar al grado de

- Licenciado en Ciencias Biológicas. Escuela de Ciencias. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile, p. 56.
- Alberdi, M. T., Prado, J. L. y Cartelle, C., (2002). El registro de *Stegomastodon* (Mammalia, Gomphotheriidae) en el Pleistoceno Superior de Brasil. *Revista Española de Paleontología* (17): 217–235.
- Allmendinger, R. W., y González, G., (2010). Invited review paper: Neogene to Quaternary tectonics of the coastal Cordillera, northern Chile. *Tectonophysics*, 495(1-2), 93–110.
- Ambrose, S. H., y DeNiro, M. J. (1986). The isotopic ecology of East African mammals. *Oecologia*, 69(3), 395–406.
- Ambrose, S. H., (1990). Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *Journal of archaeological science*, 17(4), 431–451.
- Ambrose, S. H., y Norr, L., (1993). Experimental evidence for the relationship of the carbon isotope ratios of whole diet and dietary protein to those of bone collagen and carbonate. In *Prehistoric human bone* (pp. 1–37). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Ambrose, S.H., (2000). Controlled diet and climate experiments on nitrogen isotope ratios in rats. In *Biochemical Approaches to Paleodietary Analysis*, Ambrose SH, Katzenberg MA (eds). Kluwer Academic/Plenum Publishers: New York; 243–259.
- Amundson R, Austin AT, Schuur EAG, Yoo K, Matzek V, Kendall C, Uebersax A, Brenner D, y Baisden WT. (2003). Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. *Global Biogeochemical Cycles* 17: 1031.

- Andrews, P., (1996). Paleoecology and hominid paleoenvironments. *Biological Review*, 71: 257–300.
- Andrews, P., y Hixson, S. (2014). Taxon-free methods of palaeoecology. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 269–284). Finnish Zoological and Botanical Publishing.
- Ambrose, S. H., (1990). Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *Journal of Archaeological Sciences*. 17, 431–451.
- Ambrose, S. H., y Norr, L., (1993). Experimental evidence for the relationship of the carbon isotope ratios of whole diet and dietary protein to those of bone collagen and carbonate. In *Prehistoric human bone* (pp. 1–37). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Armitage, P. L., (1975). The extraction and identification of opal phytoliths from the teeth of ungulates. *Journal of Archaeological Science*, 2(3), 187–197.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O. J., Laurito, C., Johnson, E., Alberdi, M. T., y Zamora, A. L. V. (2007). The proboscideans (Mammalia) from Mesoamerica. *Quaternary International*, 169, 17–23.
- Asevedo, L., Winck, G. R., Mothé, D., y Avilla, L. S. (2012). Ancient diet of the Pleistocene gomphothere *Notiomastodon platensis* (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae) from lowland mid-latitudes of South America: stereomicrowear and tooth calculus analyses combined. *Quaternary International*, 255, 42–52.
- Asevedo L. A., (2015) Paleoecologia alimentar dos gonfoterios (proboscidea: mammalia) pleistocenicos da America do Sul. Diss. Mestr. Univ. Fed. do Estado do Rio J.

- Avilla, L., Figueiredo, A. M. G., Kinoshita, A., Bertoni-Machado, C., Mothé, D., Asevedo, L., y Dominato, V. H. (2013). Extinction of a gomphothere population from southeastern Brazil: taphonomic, paleoecological and chronological remarks. *Quaternary international*, 305, 85–90.
- Ayliffe, L. K., Lister, A. M., y Chivas, A. R. (1992). The preservation of glacial-interglacial climatic signatures in the oxygen isotopes of elephant skeletal phosphate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 99(3-4), 179–191.
- Baer, P., Kakehashi, S., Littleton, N. W., White, C. L. y Lieberman, J.E. (1963). Alveolar bone loss and occlusal wear. *Periodontics* 1, 91.
- Balasse, M., Bocherens, H., Mariotti, A. and Ambrose, S.H., (2001). Detection of dietary changes by intra-tooth carbon and nitrogen isotopic analysis: an experimental study of dentine collagen of cattle (*Bos taurus*). *Journal of Archaeological Science*, 28(3): 235–245.
- Balasse, M., (2002). Reconstructing dietary and environmental history from enamel isotopic analysis: time resolution of intra-tooth sequential sampling. *International Journal of Osteoarchaeology*, 12(3), 155–165.
- Bargo, M. S., De Iuliis, G., y Vizcaíno, S. F. (2006). Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51(1).
- Barnosky, A. D., Lindsey, E. L., Villavicencio, N. A., Bostelmann, E., Hadly, E. A., Wanket, J., y Marshall, C. R. (2016). Variable impact of late-Quaternary megafaunal extinction in causing ecological state shifts in North and South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 856–861.

- Bassett, D., MacLeod, K.G., Miller, J.F., y Ethington, R.L., (2007). Oxygen isotopic composition of biogenic phosphate and the temperature of Early Ordovician seawater. *Palaios* 22, 98–103.
- Begon, M., Harper, J. L., y Townsend, C. R. (1999). *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades* (No. 04; QH541, B43y 1999.). Barcelona: Ed. Omega.
- Bender, M. M., (1968). Mass spectrometric studies of carbon 13 variations in corn and other grasses. *Radiocarbon*, 10(2), 468–472.
- Bergmann, G.T., Craine, J.M., Robeson, M.S., y Fierer, N., (2015). Seasonal shifts in diet and gut microbiota of the American bison (*Bison bison*). *PloS one* 10(11): e0142409.
- Berman, A. L., Silvestri, G. E., y Tonello, M. S., (2016). Differences between Last Glacial Maximum and present-day temperature and precipitation in southern South America. *Quaternary Science Reviews*, 150, 221–233.
- Birks, H. J. B., y Birks, H. H, (1980). *Quaternary palaeoecology*. Blackburn Press. 289 págs.
- Bocherens, H., Fizet, M., Mariotti, A., Billiou, D., Bellon, G., Borel, J. P., y Simone, S. (1991). Biogéochimie isotopique (^{13}C , ^{15}N , ^{18}O) et paléoécologie des ours pléistocènes de la Grotte d'Aldène. *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco*, (34), 29–49.
- Bocherens, H., (2003). Isotopic biogeochemistry and the paleoecology of the mammoth steppe fauna. *Deinsea*, 9(57), 57–76.
- Bocherens, H., Drucker, D.G., y Madelaine, S., (2014). Evidence for a ^{15}N positive excursion in terrestrial foodwebs at the Middle to Upper Palaeolithic transition in south-western France: implications for early

- modern human palaeodiet and palaeoenvironment. *Journal of Human Evolution* 69, 31–43.
- Bocherens, H., Cotte, M., Bonini, R., Scian, D., Straccia, P., Soibelzon, L., y Prevosti, F. J., (2016). Paleobiology of sabretooth cat *Smilodon populator* in the Pampean Region (Buenos Aires Province, Argentina) around the Last Glacial Maximum: Insights from carbon and nitrogen stable isotopes in bone collagen. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 449, 463–474.
- Bocherens, H., Cotte, M., Bonini, R. A., Straccia, P., Scian, D., Soibelzon, L., y Prevosti, F. J., (2017). Isotopic insight on paleodiet of extinct Pleistocene megafaunal Xenarthrans from Argentina. *Gondwana Research*, 48, 7–14.
- Boeckx, P., Paulino, L., Oyarzún, C., Cleemput, O. V., y Godoy, R., (2005). Soil $\delta^{15}\text{N}$ patterns in old-growth forests of southern Chile as integrator for N-cycling. *Isotopes in Environmental and Health Studies*, 41(3), 249–259.
- Borges-Silva L, Mothé D, y Avilla L.S., (2015) A morfometria mandibular e sua evoluçao no habito pastador dos gonfoteridos trilofodontes brevirostrinos (Proboscidea: Gomphotheriidae) das Americas. In: XXIV Congresso Brasileiro de Paleontologia, Crato, Brazil, pp 180–181.
- Borgnia, M., Vilá, B. L., y Cassini, M. H. (2010). Foraging ecology of Vicuña, *Vicugna vicugna*, in dry Puna of Argentina. *Small Ruminant Research*, 88(1), 44-53.
- Boyadjian, C. H. C., Eggers, S., y Reinhard, K. (2007). Dental wash: a problematic method for extracting microfossils from teeth. *Journal of*

Archaeological Science, 34(10), 1622–1628.

<https://doi.org/10.1016/j.jas.2006.12.012>.

- Bradley R.S. (2015). *Paleoclimatology. Reconstructing climates of the Quaternary*. 3a ed., Elsevier, Amherst, Massachusetts, 667 pp.
- Brochier, J.-E., (1999). Les phytolithaires. In: Bourquin-Mignot, C., Brochier, J.-E., Chabal, L., Crozat, S., Fabre, L., Guibal, F., Marinval, P., Richard, H., Terral, J.-F., Théry-Parisot, I. (Eds.), *La Botanique*, Collection “Archeologiques”. Errance, Paris, pp. 157–170.
- Bryant, J. D., Luz, B., y Froelich, P. N. (1994). Oxygen isotopic composition of fossil horse tooth phosphate as a record of continental paleoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107(3-4), 303–316.
- Brooks, J.R, Flanagan, L.B., y Ehleringer, J.R., (1998) Responses of boreal conifers to climate fluctuations: indications from tree- ring widths and carbon isotope analyses. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 524–533.
- Brown, J. H., y Maurer, B. A. (1989). Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, 243(4895), 1145.
- Bryant, J. D., Koch, P. L., Froelich, P. N., Showers, W. J., y Genna, B. J. (1996). Oxygen isotope partitioning between phosphate and carbonate in mammalian apatite. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 60(24), 5145–5148.
- Cabrera, A., (1930). Una revisión de los mastodontes argentinos. *Revista del Museo de La Plata* 32, 61–144.

- Calandra, I, Göhlich, U. B., y Merceron, G. (2008). How could sympatric megaherbivores coexist? Example of niche partitioning within a proboscidean community from the Miocene of Europe. *Naturwissenschaften*, 95(9): 831–838.
- Calvin, M., Benson, A.A., (1948). The path of carbon in photosynthesis. *Science*.107:476–80.
- Campbell, K.E. Jr., Frailey, C.D. y Romero, L., (2000). The late Miocene Gomphothere *Amahuacatherium peruvium* (Proboscidea: Gomphotheriidae) from Amazonian Peru: implications for the Great American Faunal Interchange. *Instituto Geológico Minero y Metalúrgico, Boletín*, 23, 1–152.
- Camin, F., Perini, M., Colombari, G., Bontempo, L., y Versini, G. (2008). Influence of dietary composition on the carbon, nitrogen, oxygen and hydrogen stable isotope ratios of milk. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 22(11), 1690–1696.
- Casanova, M., Salazar, O., Seguel, O., y Luzio, W. (2013). *The soils of Chile*. Springer Science & Business Media.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., MacFadden, B. J., Leakey, M. G., Quade, J., Eisenmann, V., y Ehleringer, J. R. (1997). Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, 389(6647), 153.
- Cerling, T. E, Harris, J. M, y Leakey, M. G. (1999) Browsing and grazing in elephants: the isotope record of modern and fossil proboscideans. *Oecologia*, 120(3): 364–374.

- Cerling, T. E., y Harris, J. M., (1999). Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia*, 120(3), 347–363.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., Hart, J. A., Kaleme, P., Klingel, H., Leake, M.G., y Levin, N., E., Lewison, R. L., y Passey, B. H. (2008). Stable isotope ecology of the common hippopotamus. *Journal of Zoology*. 276: 204–212.
- Cerling, T. E., Wittemyer, G., Ehleringer, J. R., Remien, C. H., y Douglas-Hamilton, I. (2009). History of animals using isotope records (HAIR): a 6-year dietary history of one family of African elephants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(20), 8093–8100.
- Cerling, T. E., S. A. Andanje, S. A. Blumenthal, F. H. Brown, K. L. Chritz, J. M. Harris, et al. (2015). Dietary changes of large herbivores in the Turkana Basin, Kenya from 4 to 1 Ma. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:11467–11472.
- Charlier, P., Huynh-Charlier, I., Munoz, O., Billard, M., Brun, L., Grandmaison, G.L., (2010). The microscopic (optical and SEM) examination of dental calculus deposits (DCD): potential interest in forensic anthropology of a bioarchaeological method. *Leg. Med.* 12 (4), 163–171.
- Chivelet, J. M., y Muñoz-García, M. B. (2015). Estratigrafía de isótopos de oxígeno y la reconstrucción de los cambios climáticos del pasado. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 23(2), 160.
- Ciochon, R. L., Piperno, D. R., y Thompson, R. G. (1990). Opal phytoliths found on the teeth of the extinct ape *Gigantopithecus blacki*: implications for

- paleodietary studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87(20), 8120–8124.
- Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., Carlson, A. E., Clark, J., Wohlfarth, B., Mitrovica, J., Hostetler, S., y McCabe, A. M. (2009). The last glacial maximum. *Science*, 325(5941), 710–714.
- Clauss, M., Steinmetz, H., Eulenberger, U., Ossent, P., Zingg, R., Hummel, J., y Hatt, J. M. (2007). Observations on the length of the intestinal tract of African *Loxodonta africana* (Blumenbach 1797) and Asian elephants *Elephas maximus* (Linné 1735). *European journal of wildlife research*, 53(1), 68–72.
- Clementz, M. T., Fox-Dobbs, K., Wheatley, P. V., Koch, P. L., y Doak, D. F. (2009). Revisiting old bones: coupled carbon isotope analysis of bioapatite and collagen as an ecological and palaeoecological tool. *Geological Journal*, 44(5), 605–620.
- Criss, R. E. (1999). *Principles of stable isotope distribution*. Oxford University Press on Demand.
- Codron, J., Lee-Thorp, J. A., Sponheimer, M., Codron, D., Grant, R. C., y de Ruiter, D. J. (2006). Elephant (*Loxodonta africana*) diets in Kruger National Park, South Africa: spatial and landscape differences. *Journal of Mammalogy*, 87(1), 27–34.
- Codron, J., Codron, D., Sponheimer, M., Kirkman, K., Duffy, K.J., Raubenheimer, E.J., Mélice, J.L., Grant, R., Clauss, M., Lee-Thorp J.A. (2012). Stable isotope series from elephant ivory reveal lifetime histories of a true dietary generalist. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279(1737): 2433–2441.

- Cordova, C.E., y Avery, G. (2017). African savanna elephants and their vegetation associations in the Cape Region, South Africa: Opal phytoliths from dental calculus on prehistoric, historic and reserve elephants. *Quaternary International* 443: 189–211.
- Craine, J. M., Elmore, A. J., Aida, M. P., Bustamante, M., Dawson, T. E., Hobbie, E. A., Kahmen, A., Mack, M.C., McLauchlan, K.K., Michelsen A., Nardoto, G., Pardo, L.H., Peñuelas, J., Reich, P.B., Schuur, E.A., Stock W.D., Templer, P.H., Virginia, R.A., Welker, J. M., Wright, I.J. (2009). Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. *New Phytologist*, 183(4), 980–992.
- Dansgaard, W. (1964). Stable isotopes in precipitation. *Tellus*, 16(4), 436–468.
- Dantas, M. A. T., Cherkinsky, A., Bocherens, H., Drefahl, M., Bernardes, C., y de Melo França, L. (2017). Isotopic paleoecology of the Pleistocene megamammals from the Brazilian Intertropical Region: Feeding ecology ($\delta^{13}\text{C}$), niche breadth and overlap. *Quaternary Science Reviews*, 170, 152–163.
- Dawson, T. E., Mambelli, S., Plamboeck, A. H., Templer, P. H., y Tu, K. P. (2002). Stable isotopes in plant ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 507–559.
- Darvill, C. M., Bentley, M. J., Stokes, C. R., y Shulmeister, J. (2016). The timing and cause of glacial advances in the southern mid-latitudes during the last glacial cycle based on a synthesis of exposure ages from Patagonia and New Zealand. *Quaternary Science Reviews*, 149, 200–214.

- Davis, M., y Pineda-Munoz, S. (2016). The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecology and evolution*, 6(6), 1883–1897.
- D'Angella, D., Longinelli, A., 1990. Oxygen isotopes in living mammal's bone phosphate: Further results. *Chemical Geology*. 86, 75–82.
- Dawson, T. E., y Brooks, P. D. (2001). Fundamentals of stable isotope chemistry and measurement. In *Stable isotope techniques in the study of biological processes and functioning of ecosystems* (pp. 1–18). Springer, Dordrecht.
- Denton, G. H., Anderson, R. F., Toggweiler, J. R., Edwards, R. L., Schaefer, J. M., y Putnam, A. E. (2010). The last glacial termination. *Science*, 328(5986), 1652–1656.
- Díaz F-P, Frugone M, Gutiérrez R-A, Latorre C (2016) Nitrogen cycling in an extreme hyperarid environment inferred from $\delta^{15}\text{N}$ analyses of plants, soils and herbivore diet. *Scientific Reports* 6, 22226.
- Domingo, L., Prado, J. L., y Alberdi, M. T. (2012). The effect of paleoecology and paleobiogeography on stable isotopes of Quaternary mammals from South America. *Quaternary Science Reviews*, 55, 103–113.
- Domingo, L., Koch, P.L., Hernández-Fernández, M., Fox, D., Domingo, M.S., y Alberdi, M.T., (2013). Late Neogene and early quaternary paleoenvironmental and paleoclimatic conditions in southwestern europe: isotopic analyses on mammalian taxa. *PLoS One* 8 (5).
- Domingo, L., Pérez-Dios, P., Fernández, M. H., Martín-Chivelet, J., Ortiz, J. E., y Torres, T. (2015). Late Quaternary climatic and environmental conditions of northern Spain: An isotopic approach based on the

- mammalian record from La Paloma cave. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 440, 417–430.
- Domingo, M.S., Domingo, L., Abella, J., Valenciano, A., Badgley, C., Morales, J., (2016). Feeding ecology and habitat preferences of top predators from two Miocene carnivore-rich assemblages. *Paleobiology* 42 (3), 489–507.
- Domingo, L., Rodríguez-Gomez, G., Libano, I., Gómez-Olivencia, A., (2017). New insights into the Middle Pleistocene paleoecology and paleoenvironment of the Northern Iberian Peninsula (Punta Lucero Quarry site, Biscay): a combined approach using mammalian stable isotope analysis and trophic resource availability modeling. *Quaternary Science Reviews*. 169, 243–262.
- Dood, J. R. y Stanton, R. J. (1981). *Paleoecology, concepts and applications*. John Wiley and Sons.
- Driessens, F.C. and Verbeeck, R.M. (1989) Possible pathways of mineralization of dental plaque. In: Recent Advances in the Study of Dental Calculus (edited by J.M. ten Cate). Oxford: IRL Press, 7–17.
- Drucker D, Bocherens H, Bridault A, Billiou D (2003). Carbon and nitrogen isotopic composition of red deer (*Cervus elaphus*) collagen as a tool for tracking palaeoenvironmental change during the Late-Glacial and Early Holocene in the northern Jura (France). *Palaeogeography Palaeoclimatological Palaeoecology* 195(3): 375–388.
- Drucker, D. G., Bridault, A., Hobson, K. A., Szuma, E., y Bocherens, H. (2008). Can carbon-13 in large herbivores reflect the canopy effect in temperate and boreal ecosystems? Evidence from modern and ancient

- ungulates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 266(1–2), 69–82.
- Drucker, D. G., Bridault, A., Iacumin, P., y Bocherens, H. (2009). Bone stable isotopic signatures (^{15}N , ^{18}O) as tracers of temperature variation during the Late-glacial and early Holocene: case study on red deer *Cervus elaphus* from Rochedane (Jura, France). *Geological Journal*, 44(5), 593–604.
- Eerkens, J. W., Tushingham, S., Brownstein, K. J., Garibay, R., Perez, K., Murga, E., y Gang, D. R. (2018). Dental calculus as a source of ancient alkaloids: Detection of nicotine by LC-MS in calculus samples from the Americas. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 18, 509–515.
- Ehleringer, J. R. (1993). Carbon and water relations in desert plants: an isotopic perspective. In *Stable isotopes and plant carbon-water relations* (pp. 155–172).
- Elton, S. (2008). The environmental context of human evolutionary history in Eurasia and Africa. *Journal of Anatomy*, 212(4), 377–393.
- Elliott, J. C., Wilson, R. M., y Dowker, S. E. P. (2002). Apatite structures. *Advances in X-ray Analysis*, 45, 172–181.
- Encina, R. L., y Alberdi, M. T. (2011). An updated taxonomic view on the family Gomphotheriidae (Proboscidea) in the final Pleistocene of south-central Chile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 262(1), 43–57.
- Ehrenberg, C. G., (1854). *Mikrogeologie. Das Erden und Felsen schaffende Wirkendes unsichtbar kleinenselbststadigen Lebens aufder Erde*: Leipzig (Leopold Voss).

- Evans, R. D., y Ehleringer, J. R. (1994). Water and nitrogen dynamics in an arid woodland. *Oecologia*, 99(3-4), 233–242.
- Fariña, R.A., (1996). Trophic relationships among Lujanian mammals. *Evolutionary Theory* 11, 125–134.
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., y Hubick, K. T. (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual review of plant biology*, 40(1), 503–537.
- Farquhar, G. D., y Lloyd, J. (1993). Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between terrestrial plants and the atmosphere. In *Stable isotopes and plant carbon-water relations* (pp. 47–70).
- Feranec, R. S., (2003). Stable isotopes, hypsodonty, and the paleodiet of *Hemiauchenia* (Mammalia: Camelidae): a morphological specialization creating ecological generalization. *Paleobiology*, 29(2), 230–242.
- Ferretti, M.P. (2008). A Review of South American Proboscideans. Lucas, S. *et al.* (eds.). Neogene Mammals. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 44: 381-396. ISSN: 1524–4156
- Fizet, M., Mariotti, A., Bocherens, H., Lange-Badré, B., Vandermeersch, B., Borel, J. P., y Bellon, G. (1995). Effect of diet, physiology and climate on carbon and nitrogen stable isotopes of collagen in a Late Pleistocene anthropic palaeoecosystem: Marillac, Charente, France. *Journal of Archaeological Science*, 22(1), 67–79.
- Fuller, B.T., Fuller, J.L., Harris, D.A. y Hedges, R.E.M., (2006). Detection of breastfeeding and weaning in modern human infants with carbon and

- nitrogen stable isotope ratios. *American Journal of Physical Anthropology*, 129(2): 279–293.
- Fox, D. L., y Fisher, D. C. (2004). Dietary reconstruction of Miocene *Gomphotherium* (Mammalia, Proboscidea) from the Great Plains region, USA, based on the carbon isotope composition of tusk and molar enamel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206(3-4), 311–335.
- Fox-Dobbs, K., Leonard, J. A., y Koch, P. L. (2008). Pleistocene megafauna from eastern Beringia: paleoecological and paleoenvironmental interpretations of stable carbon and nitrogen isotope and radiocarbon records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 261(1-2), 30–46.
- Fortelius, M., y Solounias, N. (2000). Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates*, 1–36.
- Fraser, D., Mallon, J. C., Furr, R., y Theodor, J. M. (2009). Improving the repeatability of low magnification microwear methods using high dynamic range imaging. *Palaaios*, 24(12), 818–825.
- Frassinetti, D. y Alberdi, M. T. (2000). Revisión y Estudio de los restos fósiles de Mastodonte de Chile (Gomphotheriidae): *Cuvieronius hyodon*, Pleistoceno Superior. *Estudios Geológicos* (56): 197–208.
- Frassinetti, D. y Alberdi, M. T. (2005). Presencia del género *Stegomastodon* entre los restos fósiles de mastodonte de Chile (Gomphotheriidae), Pleistoceno Superior. *Estudios Geológicos* (61): 101–107.

- Fricke, H. C., y O'Neil, J. R. (1996). Inter-and intra-tooth variation in the oxygen isotope composition of mammalian tooth enamel phosphate: implications for palaeoclimatological and palaeobiological research. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 126(1-2), 91–99.
- Gadbury, C., Todd, L., Jahren, A. H., y Amundson, R. (2000). Spatial and temporal variations in the isotopic composition of bison tooth enamel from the Early Holocene Hudson–Meng Bone Bed, Nebraska. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 157(1–2), 79–93.
- Gajardo, R. (1994). La vegetación natural de Chile: clasificación y distribución geográfica. Anales de la Universidad de Chile. Editorial Universitaria. 165 págs.
- Galloway, J. N., Keene, W. C., y Likens, G. E. (1996). Processes controlling the composition of precipitation at a remote southern hemispheric location: Torres del Paine National Park, Chile. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 101(D3), 6883–6897.
- Garreaud, R., Lopez, P., Minvielle, M., y Rojas, M. (2013). Large-scale control on the Patagonian climate. *Journal of Climate*, 26(1), 215–230.
- Genise, J. F., y Farina, J. L., (2012). Ants and xenarthrans involved in a Quaternary food web from Argentina as reflected by their fossil nests and palaeocaves. *Lethaia*, 45(3), 411–422.
- Gobetz, K. E., y Bozarth, S. R. (2001). Implications for late Pleistocene mastodon diet from opal phytoliths in tooth calculus. *Quaternary Research*, 55(2), 115–122.

- Gobetz, K., y Green, J. (2004, September). Opal phytoliths in dental deposits as dietary indicators for mastodons (*Mammut americanum*) from Kansas and Florida. In *Journal of Vertebrate Paleontology* (Vol. 24, No. 3, pp. 64A-64A).
- Godoy, R., Oyarzún, C., y Bahamondes, J. (1999). Flujos hidroquímicos en un bosque de *Nothofagus pumilio* en el Parque Nacional Puyehue, sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72, 579–594.
- González-Guarda, E., Domingo, L., Tornero, C., Pino, M., Fernández, M. H., Sevilla, P., y Agustí, J. (2017). Late Pleistocene ecological, environmental and climatic reconstruction based on megafauna stable isotopes from northwestern Chilean Patagonia. *Quaternary Science Reviews*, 170, 188–202.
- Greene, T.R., Kuba, C.L., Irish, J.D., (2005). Quantifying calculus: a suggested new approach for recording an important indicator of diet and dental health. *Journal of Comparative Human Biology* 56 (2), 119–132.
- Grine, F. E. (1981). Trophic differences between 'gracile' and 'robust' australopithecines: a scanning electron microscope analysis of occlusal events. *South African Journal of Science*, 77(5), 203–230.
- Grine, F. E. (1986). Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: a quantitative analysis of permanent molar microwear. *Journal of Human Evolution*, 15(8), 783–822.
- Gröcke, D. R., Bocherens, H., y Mariotti, A. (1997). Annual rainfall and nitrogen-isotope correlation in macropod collagen: application as a palaeoprecipitation indicator. *Earth and Planetary Science Letters*, 153(3-4), 279–285.

- Haiduc, B. S., Raţoi B. G., y Semperebon, G. M. (2018) Dietary reconstruction of Plio-Pleistocene proboscideans from the Carpathian Basin of Romania using enamel microwear. *Quaternary International* 467:222–229.
- Handley LL, Austin AT, Robinson D, Scrimgeour CM, Raven JA, Heaton THE, Schmidt S, Stewart GR. (1999a). The ^{15}N natural abundance ($\delta^{15}\text{N}$) of ecosystem samples reflects measures of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology* 26: 185–199.
- Handley, L. L, Azcon R, Lozano J. M. R, Scrimgeour, C. M. (1999b). Plant $\delta^{15}\text{N}$ associated with arbuscular mycorrhization, drought and nitrogen deficiency. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 13: 1320–1324.
- Hardie, J.M., Bowden, G.H., (1974). The normal microbial flora of the mouth. In: Skinner, F.A., Carr, J.G. (Eds.), *The Normal Microbial Flora of Man*. Academic Press, London, pp. 47–83.
- Hardy, K., Blakeney, T., Copeland, L., Kirkham, J., Wrangham, R., Collins, M., (2009). Starch granules, dental calculus and new perspectives on ancient diet. *Journal of Archaeological Science* 36, 248–255.
- Hardy, K., A. Radini, S. Buckley, R. Blasco, L. Copeland, F. Burjachs, J. Girbal, R. Yll, E. Carbonell, and J. M. B. de Castro. (2017). Diet and environment 1.2 million years ago revealed through analysis of dental calculus from Europe's oldest hominin at Sima del Elefante, Spain. *Science of Nature* 104(1– 2):2.
- Harris, W.N., Moretto, A.S., Distel, R.A., Boutton, T.W., y Bóo, R. M., (2007). Fire and grazing in grasslands of the Argentine Caldenal: Effects on plant and soil carbon and nitrogen. *Acta Oecological* 32, 207–214.

- Haynes, G., (1991). *Mammoths, Mastodonts and Elephants: Biology, Behavior, and the Fossil Record*. Cambridge University Press. Cambridge, 424 p.
- Heaton, T. H. (1987). The $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios of plants in South Africa and Namibia: relationship to climate and coastal/saline environments. *Oecologia*, 74, 236–246.
- Heaton, T. H., Vogel, J. C., von La Chevallerie, G., y Collett, G., (1986). Climatic influence on the isotopic composition of bone nitrogen. *Nature*, 322(6082), 822.
- Henry, A. G., y Piperno, D. R., (2008). Using plant microfossils from dental calculus to recover human diet: a case study from Tell al-Raqā'i, Syria. *Journal of Archaeological Science*, 35(7), 1943–1950. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2007.12.005>.
- Henry, A., Brooks, A., y Piperno, D. (2010). Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium). *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 108 (2): 486–491
- Heusser, C. J., (1983). Quaternary pollen record from laguna de tagua tagua, chile. *Science*, 219(4591), 1429–1432.
- Hillson, S.W. (1979). *Diet and dental disease*. *World Archaeology*, 2: 147–162.
- Hillson, S.W. (1986, 2005). *Teeth*. Cambridge: Cambridge University Press, 300–303.
- Hillson, S.W. (1996) *Dental Anthropology*. Cambridge: Cambridge University Press, 254–258.
- Hinojosa, L.F., Armesto, J.J. y Villagrán, C. (2006). Are Chilean coastal forests pre-Pleistocene relicts? Evidence from foliar physiognomy,

- palaeoclimate, and phytogeography. *Journal of Biogeography*, 33, 331–341.
- Hedges, R.E.M., Stevens, R.E., y Richards, M.P., (2004). Bone as a stable isotope archive for local climatic information. *Quaternary Science Reviews*. 23, 959–965.
- Hedin, L.O., y Hetherington, E. D, (1996) Atmospheric and geologic constraints on the biogeochemistry of North and South American temperate rainforests. En: R Lawford, P Alaback & E Fuentes (eds) High-altitude rainforest and associated ecosystems of the west coast of the Americas. *Climate, hydrology, ecology and conservation*: 57–74. Springer Verlag, New York.
- Herskovitz P.(1982). Neotropical deer (Cervidae): parte I. Pudiste, Genus *Pudu* Gray. *Fieldiana zool* 11, 1–86
- Heusser, C. J., y Heusser, L. E. (2006). Submillennial palynology and palaeoecology of the last glaciation at Taiquemo (~ 50,000 cal yr, MIS 2–4) in southern Chile. *Quaternary Science Reviews*, 25(5-6), 446-454.
- Hinojosa, L. F., y Villagrán, C., (1997). Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70(2), 225–239.
- Hobson, K. A., y Clark, R. G. (1992). Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. *Condor*, 181–188.
- Hoefs, J. (1997). *Stable isotope geochemistry*. Springer 244 págs.
- Hoffstetter, R. (1952). *Les mammifères pléistocènes de la République de l'Equateur*. Mémoires de la Société Géologique de France. 391 págs.

- Hogg, A.G., Hua, Q., Blackwell, P.G., Niu, M., Buck, C.E., Guilderson, T.P., Heaton, T.J., Palmer, J.G., Reimer, P.J., Reimer, R.W., Turney, C.S.M., y Zimmerman, S.R.H., (2013). ShCal13 southern hemisphere calibration, 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 55 (2), 1–15.
- Hoppe, K. A., Stover, S. M., Pascoe, J. R., y Amundson, R., (2004). Tooth enamel biomineralization in extant horses: implications for isotopic microsampling. *Palaeogeography Palaeoclimatological Palaeoecology* 206:355–365.
- Howland, M. R., Corr, L. T., Young, S. M., Jones, V., Jim, S., Van Der Merwe, N. J., y Evershed, R. P., (2003). Expression of the dietary isotope signal in the compound-specific $\delta^{13}\text{C}$ values of pig bone lipids and amino acids. *International Journal of Osteoarchaeology*, 13(1-2), 54–65.
- Huertas, A. D., Iacumin, P., Stenni, B., Chillón, B. S., y Longinelli, A., (1995). Oxygen isotope variations of phosphate in mammalian bone and tooth enamel. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 59(20), 4299–4305.
- Iacumin, P., Bocherens, H., Mariotti, A., y Longinelli, A., (1996). Oxygen isotope analyses of co-existing carbonate and phosphate in biogenic apatite: a way to monitor diagenetic alteration of bone phosphate?. *Earth and Planetary Science Letters*, 142(1–2), 1–6.
- Iacumin, P., Bocherens, H., Huertas, A. D., Mariotti, A., y Longinelli, A., (1997). A stable isotope study of fossil mammal remains from the Paglicci cave, Southern Italy. N and C as palaeoenvironmental indicators. *Earth and Planetary Science Letters*, 148(1–2), 349–357.
- Iacumin, P., Nikolaev, V., y Ramigni, M., (2000). C and N stable isotope measurements on Eurasian fossil mammals, 40 000 to 10 000 years BP:

- herbivore physiologies and palaeoenvironmental reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 163 (1–2), 33–47.
- Iacumin, P., Di Matteo, A., Nikolaev, V., y Kuznetsova, T. V., (2010). Climate information from C, N and O stable isotope analyses of mammoth bones from northern Siberia. *Quaternary International*, 212(2), 206–212.
- Jara, I. A., y Moreno, P. I. (2014). Climatic and disturbance influences on the temperate rainforests of northwestern Patagonia (40° S) since~ 14,500 cal yr BP. *Quaternary Science Reviews*. 90, 217–228.
- Jin, Y., y Yip, H.K., (2002). Supragingival calculus: formation and control. *Crit. Rev. Oral Biol. Med.* 13 (5), 426–441.
- Jaksic, F., y Marone, L., (2007). *Ecología de comunidades*. Ediciones UC.
- Jakcic, F., (1988) Proposición de un esquema de clasificación de la ecología básica *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 7–8.
- Kaiser, J., Lamy, F., y Hebbeln, D., (2005). A 70-kyr sea surface temperature record off southern Chile (Ocean Drilling Program Site 1233). *Paleoceanography*, 20(4).
- Kaiser, J., Schefuß, E., Lamy, F., Mohtadi, M., y Hebbeln, D., (2008). Glacial to Holocene changes in sea surface temperature and coastal vegetation in north central Chile: high versus low latitude forcing. *Quaternary Science Reviews*, 27(21-22), 2064–2075.
- Kararli, T. T. (1995). Comparison of the gastrointestinal anatomy, physiology, and biochemistry of humans and commonly used laboratory animals. *Biopharmaceutics & drug disposition*, 16(5), 351–380.

- Keegan, W. F. (1989). Stable isotope analysis of prehistoric diet. *Reconstruction of Life from the Skeleton*, 223–236.
- Kim, J., R. R. Schneider, D. Hebbeln, P. J. Müller, y G. Wefer. (2002). Alkenone-derived high-resolution sea surface temperature reconstruction in the eastern South Pacific off mid-latitude Chile over the past 33 kyr, *Quaternary Science Reviews*., in press.
- Kimura, Y., L. L. Jacobs, T. E. Cerling, K. T. Uno, K. M. Ferguson, L. J. Flynn, Patnaik, R., (2013). Fossil mice and rats show isotopic evidence of niche partitioning and change in dental ecomorphology related to dietary shift in Late Miocene of Pakistan. *PLoS ONE* 8:e69308.
- King, T., Andrews, P., y Boz, B., (1999). Effect of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology*, 108(3), 359–373.
- Koch, P.L., Tuross, N., y Fogel, M.L., (1997). The effects of simple treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite. *Journal Archaeological Science*. 24, 417–429. <http://dx.doi.org/10.1006/jasc.1996.0126>.
- Koch, P. L., Michener, R., y Lajtha, K. (2007). Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates. *Stable isotopes in ecology and environmental science*, 2, 99–154.
- Kohn, M. J. (1996) Predicting animal $\delta^{18}\text{O}$: Accounting for diet and physiological adaptation. *Geochim Cosmochim Acta* 60:4811–4829
- Kohn, M. J., Schoeninger, M. J., y Valley, J. W. (1996). Herbivore tooth oxygen isotope compositions: effects of diet and physiology. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 60(20), 3889–3896.

- Kohn, M. J., y Cerling, T. E. (2002). Stable isotope compositions of biological apatite. *Reviews in mineralogy and geochemistry*, 48(1), 455–488.
- Kohn, M. J., y McKay, M., (2010). Stable isotopes of fossil teeth corroborate key general circulation model predictions for the Last Glacial Maximum in North America. *Geophysical Research Letters*, 37(22).
- Kohn M-J, (2010) Carbon isotope compositions of terrestrial C₃ plants as indicators of paleoecology and paleoclimate. *Proceeding of the National of Academy of Sciences USA* 107(46): 19691–19695.
- Kovács, J., Szabó, P., Kocsis, L., Vennemann, T., Sabol, M., Gasparik, M., y Virág, A., (2015). Pliocene and Early Pleistocene paleoenvironmental conditions in the Pannonian Basin (Hungary, Slovakia): Stable isotope analyses of fossil proboscidean and perissodactyl teeth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 440, 455–466.
- Kurle, C. M., y Worthy, G., (2002). Stable nitrogen and carbon isotope ratios in multiple tissues of the northern fur seal *Callorhinus ursinus*: implications for dietary and migratory reconstructions. *Marine Ecology Progress Series*. 236:289– 300.
- Labarca, R. L., y Alberdi, M. T., (2011). An updated taxonomic view on the family Gomphotheriidae (Proboscidea) in the final Pleistocene of south-central Chile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 262(1), 43–57.
- Lalueza, C., Pérez-Perez, A., y Turbón, D., (1996). Dietary inferences through buccal microwear analysis of Middle and Upper Pleistocene human fossils. *American Journal of Physical Anthropology: The Official*

Publication of the American Association of Physical Anthropologists, 100(3), 367–387.

Lambert, W. D., y Shoshani, J., (1998). Proboscidea. *Evolution of Tertiary Mammals of North America*, 1, 606–621.

Lamy, F., Hebbeln, D., y Wefer, G., (1999). High resolution marine record of climatic change in mid-latitude Chile during the last 28,000 years based on terrigenous sediment parameters, *Quaternary Research.*, 51, 83–93.

Lamy, F., Kaiser, J., Arz, H. W., Hebbeln, D., Ninnemann, U., Timm, O., y Toggweiler, J. R., (2007). Modulation of the bipolar seesaw in the Southeast Pacific during Termination 1. *Earth and Planetary Science Letters*, 259(3), 400–413.

Lara, A., Solari, M. E., Prieto, M. D. R., y Peña, M.P., (2012). Reconstrucción de la cobertura de la vegetación y uso del suelo hacia 1550 y sus cambios a 2007 en la ecorregión de los bosques valdivianos lluviosos de Chile (35°-43° 30 S). *Bosque (Valdivia)*, 33(1), 13–23.

Latorre, C., Moreno, P., Varas, G., Maldonado, A., Villa-Martínez, R., Armesto, J., Villagrán, C., Pino, M., Núñez, L., y Grosjean, J., (2007). Quaternary environments and landscape evolution. In: Moreno, T., Gibbons, W. (Eds.), *Geology of Chile*. London Geological Society Press, London, pp. 309–328.

Laws, R.M., (1966). Age criteria for the African elephant, *Loxodonta a. africana*. *East African Wildlife Journal*, 4: 1–37.

Lee, P. C., y Moss, C. J., (1986). Early maternal investment in male and female African elephant calves. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18(5), 353–361.

- Lee-Thorp, J. A., Sealy, J. C., y Van Der Merwe, N. J. (1989). Stable carbon isotope ratio differences between bone collagen and bone apatite, and their relationship to diet. *Journal of archaeological science*, 16(6), 585–599.
- Legeros, R. Z. (1991). 6. Calcium Phosphates in Enamel, Dentin and Bone. In *Calcium phosphates in oral biology and medicine* (Vol. 15, pp. 108–129). Karger Publishers.
- Lima-Ribeiro M-S, Nogués-Bravo D, Terribile L-C, Batra P, y Diniz-Filho J (2013). Climate and humans set the place and time of Proboscidean extinction in late Quaternary of South America. *Palaeogeography Palaeoclimatological Palaeoecological* 392, 546–556.
- Lister A-M (2014) Behavioural leads in evolution: evidence from the fossil record. *Biological Journal Linneo Society* 112(2): 315–331.
- Longin, R. (1971). New method of collagen extraction for radiocarbon dating. *Nature*, 230(5291): 241–242.
- Legeros, R y Shannon, I., (1979). The Crystalline Components of Dental Calculi: Human vs. Dog. *Journal of Dental Research* 58: 2371–2377.
- Leigh, E. G., O'dea, A., y Vermeij, G. J. (2014). Historical biogeography of the Isthmus of Panama. *Biological Reviews*, 89(1), 148–172.
- Leuenberger, M., Siegenthaler, U., y Langway, C., (1992). Carbon isotope composition of atmospheric CO₂ during the last ice age from an Antarctic ice core. *Nature*, 357(6378), 488.
- Lieverse, A., (1999). Diet and the aetiology of dental calculus. *International Journal of Osteoarchaeology* 9, 219–232.

- Longinelli, A., (1984). Oxygen isotopes in mammal bone phosphate: a new tool for paleohydrological and paleoclimatological research?. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48(2), 385–390.
- Lucas, S. G., y Alvarado, G. E., (2010). Fossil Proboscidea from the Upper Cenozoic of Central America: taxonomy, evolutionary and paleobiogeographic significance. *Revista Geológica de América Central*, (42).
- Lucas, S.G.; Aguilar, R.H. y Spielmann, J., (2011). *Stegomastodon* (Mammalia, Proboscidea) from the Pliocene of Jalisco, Mexico and the species-level taxonomy of *Stegomastodon*. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 53: 517–553.
- Lucas, S. G., Yuan, W., y Min, L. (2013). The palaeobiogeography of South American gomphotheres. *Journal of Palaeogeography*, 2(1), 19–40.
- Luebert, F., y Plischoff, P., (2006). *Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile*. Editorial Universitaria.
- Lukacs, J.R. (1989). Dental paleopathology: methods for reconstructing dietary patterns. In: *Reconstruction of Life from the Skeleton* (edited by M.Y. Iscan and K.A. Kennedy). New York: Alan R. Liss, 261–286.
- Luz, B., Kolodny, Y., y Horowitz, M., (1984). Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48(8), 1689–1693.
- Lyell, C. (1830-33) *Principles of Geology, first edition, 1990-1991*. University of Chicago Press
- Lynch, V.J., Bedoya-Reina, O.C., Ratan, A., Sulak, M., Drautz-Moses, D.I., Perry, G.H., y Schuster, S.C., (2015). Elephantid genomes reveal the

- molecular bases of Woolly Mammoth adaptations to the arctic. *Cell Reports*. 12 (2), 217–228.
- Nadelhoffer, K., Shaver, G., Fry, B., Giblin, A., Johnson, L., y McKane, R., (1996). ^{15}N natural abundances and N use by tundra plants. *Oecologia*, 107(3), 386–394.
- Nanci, A., (2003). Dentin-pulp complex. *Ten Cate's oral histology development, structure, and function*, 192–239.
- Núñez, P., Demanet, R., Misselbrook, T., Alfaro, M., y Mora, M., (2010). Nitrogen losses under different cattle grazing frequencies and intensities in a volcanic soil of southern Chile. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 70(2), 237–250.
- McKinney, C.R., McCrea, J.M., Epstein, S., Allen, H.A., y Urey, H.C., (1950). Improvements in mass-spectrometers for the measurement of small differences in isotope abundance ratios. *Review Scientific Instruments* 21, 724–730.
- Massaferro, J. I., Moreno, P. I., Denton, G. H., Vandergoes, M., y Dieffenbacher-Krall, A., (2009). Chironomid and pollen evidence for climate fluctuations during the Last Glacial Termination in NW Patagonia. *Quaternary Science Reviews*, 28(5–6), 517–525.
- Massaferro, J., Larocque-Tobler, I., Brooks, S. J., Vandergoes, M., Dieffenbacher-Krall, A., y Moreno, P., (2014). Quantifying climate change in Huelmo mire (Chile, Northwestern Patagonia) during the Last Glacial Termination using a newly developed chironomid-based temperature model. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 399, 214–224.

- Mathiasen, P., y Premoli, A. C., (2010). Out in the cold: genetic variation of *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae) provides evidence for latitudinally distinct evolutionary histories in austral South America. *Molecular Ecology*, 19(2), 371–385.
- Maglio, V.J., (1973) Origin and evolution of the Elephantidae. *Proceedings of the American Philosophical Society* 63(3): 1–149.
- Maher, L.J., (1981) Statistics for microfossil concentration measurements employing samples spiked with marker grains. *Review Palaeobotany Palynology* 32, 153–191.
- Maldonado, A., Méndez, C., Ugalde, P., Jackson, D., Seguel, R., y Latorre, C., (2010). Early Holocene climate change and human occupation along the semiarid coast of north-central Chile. *Journal of Quaternary Science*, 25(6), 985–988.
- Maldonado A, inferences done by Ortega, P., (2013). Comment on “Major hydrological regime change along the semiarid western coast of South America during the early Holocene” by Ortega et al., *Quaternary Research* 78(3): 513–527. *Quaternary Research*, 80, 138–139.
- Malhi, Y., Doughty, C. E., Galetti, M., Smith, F. A., Svenning, J. C., y Terborgh, J. W., (2016). Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 838–846.
- Mandel, I.D., (1990). Calculus formation and prevention: an overview. *Compendium for Continuing Education in Dentistry, Supplemental*, 8: 235–241.

- Masud, Z., Vallet, C. y Martin, G.J., (1999). Stable isotope characterization of milk components and whey ethanol. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 47(11): 4693–4699.
- Marín-Leyva, A. H., DeMiguel, D., García-Zepeda, M. L., Ponce-Saavedra, J., Arroyo-Cabrales, J., Schaaf, P., y Alberdi, M.T., (2016). Dietary adaptability of Late Pleistocene Equus from West Central Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 441, 748–757.
- Marino, B. D., y McElroy, M. B., (1991). Isotopic composition of atmospheric CO₂ inferred from carbon in C₄ plant cellulose. *Nature*, 349(6305), 127.
- Markgraf, V., Bradbury, J. P., y Fernandez, J. (1986). Bajada de Rahue, Province of Neuquén, Argentina: an interstadial deposit in northern Patagonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 56(3-4), 251–258.
- Markgraf, V., (1989). Palaeoclimates in Central and South America since 18,000 BP based on pollen and lake-level records. *Quaternary Science Reviews*, 8(1), 1–24.
- Markgraf, V., McGlone, M., y Hope, G., (1995). Neogene paleoenvironmental and paleoclimatic change in southern temperate ecosystems—a southern perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(4), 143–147.
- Martinelli, L. A., Piccolo, M. C., Townsend, A. R., Vitousek, P. M., Cuevas, E., McDowell, W., Robertson, O.C., Santos, K., y Treseder, K., (1999). Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: tropical versus temperate forests. *Biogeochemistry*, 46(1–3), 45–65.

- Martínez del Río, C., Sabat, P., Anderson-Sprecher, R., y Gonzalez, S. P., (2009). Dietary and isotopic specialization: the isotopic niche of three *Cinclodes ovenbirds*. *Oecologia* 161:149–159.
- Maschenko, E., (2002). Individual development, biology and evolution of the woolly mammoth. *Cranium*, 19(1): 4–120.
- Meier, D., y Merino, M. L., (2007). Distribution and habitat features of southern pudu (*Pudu puda* Molina, 1782) in Argentina. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 72(4), 204–212.
- Metcalf, J. Z., (2011). Late Pleistocene climate and proboscidean paleoecology in North America: insights from stable isotope compositions of skeletal remains. Tesis Doctoral. Universidad de Western Ontario
- Menégaz, A., y Ortiz Jaureguizar, E., (1995). Los Artiodáctilos. Pp. 311-337, *en*: Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años (M.T Alberdi, G Leone y E Tonni, eds.). Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, 243 pp.
- Metcalf, J. Z., Longstaffe, F. J., y Hodgins, G., (2013). Proboscideans and paleoenvironments of the Pleistocene Great Lakes: landscape, vegetation, and stable isotopes. *Quaternary Science Reviews*, 76, 102–113.
- Middleton, W. D., y Rovner, I., (1994). Extraction of opal phytoliths from herbivore dental calculus. *Journal of Archaeological Science*, 21(4), 469–473.

- Mihlbachler, M. C., Beatty, B. L., Caldera-Siu, A., Chan, D., y Lee, R., (2012). Error rates and observer bias in dental microwear analysis using light microscopy. *Palaeontologia Electronica*, 15(1), 1–22.
- Miller, J.F., Millar, J.S., y Longstaffe, F.J., (2008). Carbon- and nitrogen-isotope tissue- diet discrimination and turnover rates in deer mice, *Peromyscus maniculatus*. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 86(7): 685–691.
- Minagawa, M., y Wada, E., (1984). Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between ^{15}N and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48(5): 1135–1140.
- Mook, W. G., (2002). *Isótopos ambientales en el ciclo hidrológico: principios y aplicaciones* (Vol. 1). IGME.
- Moreira-Muñoz, A. (2011). *Plant geography of Chile* (Vol. 5). Springer Science & Business Media.
- Moreno, P. I., Lowell, T. V., Jacobson Jr, G. L., y Denton, G. H., (1999). Abrupt vegetation and climate changes during the last glacial maximum and last termination in the Chilean lake district: a case study from Canal de la Puntilla (41°S). *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography*, 81(2), 285–311.
- Moreno, P. I., y León, A. L., (2003). Abrupt vegetation changes during the last glacial to Holocene transition in mid-latitude South America. *Journal of Quaternary Science*, 18(8), 787–800.
- Moreno, T., y Gibbons, W. (Eds.). (2007). The geology of Chile. *Geological Society of London*.

- Moreno, P. I., Denton, G. H., Moreno, H., Lowell, T. V., Putnam, A. E., y Kaplan, M. R., (2015). Radiocarbon chronology of the last glacial maximum and its termination in northwestern Patagonia. *Quaternary Science Reviews*, 122, 233–249.
- Moreno, P. I., y Videla, J., (2016). Centennial and millennial-scale hydroclimate changes in northwestern Patagonia since 16,000 yr BP. *Quaternary Science Reviews*, 149, 326–337.
- Mothé, D., Avilla, L. S., y Winck, G. R., (2010). Population structure of the gomphothere *Stegomastodon waringi* (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the Pleistocene of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 82(4), 983–996.
- Mothé, D. Avilla, L. Cozzuol, M. y Winck, G., (2012). Taxonomic revision of the Quaternary gomphotheres (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the South American lowlands. *Quaternary International* (276–277): 2-7.
- Mothé, D., y Avilla, L., (2015). Mythbusting evolutionary issues on South American Gomphotheriidae (Mammalia: Proboscidea). *Quaternary Science Reviews*, 110, 23–35.
- Mothé, D., dos Santos Avilla, L., Asevedo, L., Borges-Silva, L., Rosas, M., Labarca-Encina, R., y Rincon, A. D., (2017). Sixty years after ‘The mastodonts of Brazil’: The state of the art of South American proboscideans (Proboscidea, Gomphotheriidae). *Quaternary International*, 443, 52–64.

- Munro, R. H. M., S. E. Nielsen, M. H. Price, G. B. Stenhouse, y M. S. Boyce. (2006). Seasonal and diel patterns of grizzly bear diet and activity in west-central Alberta. *Journal of Mammalogy*. 87:1112–1121.
- Odum, E. P. 1971. Fundamentals of Ecology. Saunders, Philadelphia. 574 PP.
- Ortner, D.J. and Putschar, W.G. (1995) Identification of Pathological Conditions in Human Skeletal Remains. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 442.
- Oyarzún, C.E, Godoy, R. y Sepúlveda, A., (1998). Water and nutrients fluxes in a cool temperate rainforest at the Cordillera de la Costa in southern Chile. *Hydrological Processes* 12: 1067–1077.
- Owen-Smith, R. N., (1988). Megaherbivores. The influence of very large body size on ecology. Cambridge University Press, xiii + 369 pages
- Pankhurst, R. J y Hervé ,F. (2007). Chapter 1. Introduction and overview. In Moreno, T. and Gibbons, W (eds): *The Geology of Chile*. The Geological Society, London, 1-4.
- Passey, B. H., Robinson, T. F., Ayliffe, L. K., Cerling, T. E., Sponheimer, M., Dearing, M. D., Roeder, B.L., y Ehleringer, J. R., (2005). Carbon isotope fractionation between diet, breath CO₂, and bioapatite in different mammals. *Journal of Archaeological Science*, 32(10), 1459–1470.
- Passey, B. H., Ayliffe, L. K., Kaakinen, A., Zhang, Z., Eronen, J. T., Zhu, Y., y Fortelius, M., (2009). Strengthened East Asian summer monsoons during a period of high-latitude warmth? Isotopic evidence from Mio-Pliocene fossil mammals and soil carbonates from northern China. *Earth and Planetary Science Letters*, 277(3-4), 443–452.

- Pavez-Fox, M. A., Pino, M., y Corti, P., (2015). Muzzle morphology and food consumption by pudu (*Pudu puda* Molina 1782) in south-central Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 50(2), 107–112.
- Pérez, Y., Milovic, J., Troncoso, R., Hanish, F., Helms, F., y Toloczky, M., (2003). Geología para el ordenamiento territorial: area de Osorno, Region de los Lagos. Servicio Nacional de Geología y Minería, carta geológica de Chile, p. 62. Serie Geología Ambiental 6.
- Pérez-Crespo, V. A., Prado, J. L., Alberdi, M. T., Arroyo-Cabral, J., y Johnson, E., (2016). Diet and habitat for six american Pleistocene proboscidean species using carbon and oxygen stable isotopes. *Ameghiniana*, 71(1), 39–51.
- Petermann-Pichincura, A. y González-Guarda, E., (2017). ¿Dónde vivían y qué comían?: Un estudio multiproxy del hábitat y la dieta de los proboscídeos en Chile I Reunión de Paleontología de Vertebrados de Chile pp. 49.
- Pino, M., Chávez-Hoffmeister, M., Navarro-Harris, X., y Labarca, R., (2013). The late Pleistocene Pilauco site, Osorno, south-central Chile. *Quaternary International*, 299, 3–12.
- Pino, M., Martel-Cea, A., Vega, R., Fritte, D., y Soto-Bollmann, K., (2016). Geología y geomorfología del sitio Pilauco. In: Pino, M. (Ed.), *El Sitio Pilauco: Osorno, Patagonia Noroccidental de Chile*. Imprenta América, pp. 12–46.
- Piperno, D.R., (1988). *Phytolith Analysis: An Archaeological and Geological Perspective*. San Diego: Academic Press.
- Piperno, D. R., (2006). *Phytoliths: a comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists*. Rowman Altamira.

- Posner, A. S., (1985). The mineral of bone. *Clinical orthopaedics and related research*, (200), 87–99.
- Power, R., Salazar-García, D., Wittig, R., y Henry, A., (2014). Assessing use and suitability of scanning electron microscopy in the analysis of micro remains in dental calculus. *Journal of Archaeological Science* 49 160–169.
- Power, R. C., Salazar-García, D. C., Wittig, R. M., Freiberg, M., y Henry, A. G., (2015). Dental calculus evidence of Taï Forest Chimpanzee plant consumption and life history transitions. *Scientific reports*, 5, 15161.
- Power, R. C., Salazar-García, D. C., Rubini, M., Darlas, A., Havarti, K., Walker, M., y Henry, A. G., (2018). Dental calculus indicates widespread plant use within the stable Neanderthal dietary niche. *Journal of human evolution*, 119, 27–41.
- Prado, J. L., Alberdi, M. T., Sánchez, B., y Azanza, B., (2003). Diversity of the Pleistocene Gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea) from South America. *Deinsea*, 9(1), 347–364.
- Prado, J. L. Alberdi, M. T. Azanza, B., Sánchez. B., y Frassinetti, D., (2005). The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from South America. *Quaternary International* 126–128: 21–30.
- Prado, J.L., S anchez, B., y Alberdi, M.T., (2011). Ancient feeding ecology inferred from stable isotopic evidence from fossil horses in South America over the past 3 Ma. *BMC Ecology*. 11, 15.
- Prevosti, F. J., y Martin, F. M., (2013). Paleoecology of the mammalian predator guild of Southern Patagonia during the latest Pleistocene:

- ecomorphology, stable isotopes, and taphonomy. *Quaternary International*, 305, 74–84.
- Quiroga, M. P., y Premoli, A. C., (2010). Genetic structure of *Podocarpus nubigena* (Podocarpaceae) provides evidence of Quaternary and ancient historical events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 285(3-4), 186–193.
- Rawlence, N. J., Wood, J. R., Bocherens, H., y Rogers, K. M., (2016). Dietary interpretations for extinct megafauna using coprolites, intestinal contents and stable isotopes: Complimentary or contradictory?. *Quaternary Science Reviews*, 142, 173–178.
- Richards, M. P., y Hedges, R. E. M., (2003). Variations in bone collagen $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of fauna from Northwest Europe over the last 40 000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 193(2), 261-267.
- Rivals, F., y Semperebon, G. M., (2011). Dietary plasticity in ungulates: insight from tooth microwear analysis. *Quaternary International* 245:279–284.
- Rivals, F., G. Semperebon, y Lister, A., (2012). An examination of dietary diversity patterns in Pleistocene proboscideans (*Mammuthus*, *Palaeoloxodon*, and *Mammot*) from Europe and North America as revealed by dental microwear. *Biological Conservation*. 255:188–195.
- Rivals, F., Julien, M. A., Kuitens, M., Van Kolfschoten, T., Serangeli, J., Drucker, D. G., y Conard, N. J., (2015). Investigation of equid paleodiet from Schöningen 13 II-4 through dental wear and isotopic analyses: Archaeological implications. *Journal of Human Evolution*, 89, 129–137.

- Rivals, F., y Semprebon, G. M., (2017). Latitude matters: an examination of behavioural plasticity in dietary traits amongst extant and Pleistocene *Rangifer tarandus*. *Boreas*, 46(2), 254–263.
- Recabarren, O.P.; Alberdi, M.T. y Pino, M., (2014). La Familia Gomphotheriidae en América del Sur: evidencia de molares al norte de la Patagonia chilena. *Estudios Geológicos*, 70 (1): e001. <http://dx.doi.org/10.3989/egeol.41346.273>
- Reinhard, K. J., y Bryant Jr, V. M., (1992). Coprolite Analysis: A Biological Perspective on Archaeology. In M. Shiffer (Ed.), *Advances in Archaeological Method and Theory*, Vol 4 (pp. 245–288). University of Arizona Press, Tucson.
- Renou, J.P., Deponge, C., Gachon, P., Bonnefoy, J.C., Coulon, J.B., Garel, J.P., Verite, R. y Ritz, P., (2004). Characterization of animal products according to geographic origin and feeding diet using nuclear magnetic resonance and isotope ratio mass spectrometry: cow milk. *Food Chemistry*, 85(1): 63–66.
- Rovner, I., (1971). Potential of opal phytoliths for use in paleoecological reconstruction. *Quaternary research*, 1(3), 343-359.
- Rozanski, K., Araguás-Araguás, L., y Gonfiantini, R., (1993). Isotopic patterns in modern global precipitation. *Climate change in continental isotopic records*, 1–36.
- Rozanski, K., y Araguás-Araguás, L., (1995). Spatial and temporal variability of stable isotope composition of precipitation over the South American continent. *Bull. Inst. fr. études andines*, 24(3), 379–390.

- Rull, V., (2010). Ecology and palaeoecology: two approaches, one objective. *The Open Ecology Journal*, 3(1).
- Ryan, A. S., (1979). Wear striation direction on primate teeth: a scanning electron microscope examination. *American Journal of Physical Anthropology*, 50(2), 155–167.
- Schwarcz, H. P., Dupras, T. L., y Fairgrieve, S. I., (1999). ^{15}N enrichment in the Sahara: in search of a global relationship. *Journal of Archaeological Science*, 26(6), 629–636.
- Schwarcz, H.P., (2000). Some biochemical aspects of carbon isotopic paleodiet studies. In: S.H. Ambrose and M.A. Katzenberg (Editors), *Biogeochemical Approaches to Paleodietary Analysis*. Kluwer Academic, New York, pp. 189–209.
- Salazar-García, D.C., Richards, M.P., Nehlich, O., Henry, A.G., (2014). Dental calculus is not equivalent to bone collagen for isotope analysis: a comparison between carbon and nitrogen stable isotope analysis of bulk dental calculus, bone and dentine collagen from same individuals from the Medieval site of El Raval (Alicante, Spain). *Journal Archaeological Science*. 47, 70–77.
- Sánchez, B., Prado, J. L., y Alberdi, M. T., (2004). Feeding ecology, dispersal, and extinction of South American Pleistocene gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea). *Paleobiology*, 30(1), 146–161.
- Sánchez-Rojas G., C. Ballesteros-Barrera y Pavón, N.P., (2011). Cambio climático. *Aproximaciones para el estudio de su efecto sobre la biodiversidad*. Universidad Autónoma de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo, México. 120 pp.

- Sanders, W.J., Gheerbrant, E., Harris, J., Saegusa, H., y Delmer, C., (2010) Proboscidea. In: Werdelin L, Sanders WJ (eds) *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, pp 161–251.
- Schwarcz, H.P., (2000). Some biochemical aspects of carbon isotopic paleodiet studies. In: Ambrose, S.H., Katzenberg, M.A. (Eds.), *Biogeochemical Approaches to Paleodietary Analysis*. Kluwer Academic/Plenum Press, New York, pp. 189–209.
- Scott, G. R., y Poulson, S. R., (2012). Stable carbon and nitrogen isotopes of human dental calculus: a potentially new non-destructive proxy for paleodietary analysis. *Journal of Archaeological Science*, 39(5), 1388–1393.
- Sealy, J. C., Van Der Merwe, N. J., Thorp, J. A. L., y Lanham, J. L., (1987). Nitrogen isotopic ecology in southern Africa: implications for environmental and dietary tracing. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 51(10), 2707–2717.
- Segovia, R. A., Hinojosa, L. F., Pérez, M. F., y Hawkins, B. A., (2013). Biogeographic anomalies in the species richness of Chilean forests: incorporating evolution into a climatic–historic scenario. *Austral Ecology*, 38(8), 905–914.
- Segovia, R. A., y Armesto, J. J., (2015). The Gondwanan legacy in South American biogeography. *Journal of biogeography*, 42(2), 209–217.
- Semprebon, G. M., (2002). Advances in the reconstruction of extant ungulate ecomorphology with applications to fossil ungulates.

- Semprebon, G. M., Godfrey, L. R., Solounias, N., Sutherland, M. R., y Jungers, W. L., (2004). Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet?. *Journal of Human Evolution*, 47(3), 115–144.
- Semprebon, G. M., y Rivals, F., (2007). Was grass more prevalent in the pronghorn past? An assessment of the dietary adaptations of Miocene to recent Antilocapridae (Mammalia: Artiodactyla). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253(3-4), 332–347.
- Semprebon, G. M., y Rivals, F., (2010). Trends in the paleodietary habits of fossil camels from the Tertiary and Quaternary of North America. *Palaeogeographical Palaeoclimatology Palaeoecology*, 295 (1), 131–145.
- Semprebon, G. M., Rivals, F., Solounias, N., y Hulbert Jr, R. C., (2016). Paleodietary reconstruction of fossil horses from the Eocene through Pleistocene of North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 442, 110–127.
- Seilacher, A., (1970). Arbeitskonzept zur konstruktions morphologie. *Lethaia*, 3(4), 393–396.
- Sharma, S., Joachimski, M. M., Tobschall, H. J., Singh, I. B., Tewari, D. P., y Tewari, R., (2004). Oxygen isotopes of bovid teeth as archives of paleoclimatic variations in archaeological deposits of the Ganga plain, India. *Quaternary Research*, 62(1), 19–28.
- Sharp, Z. D., y Cerling, T. E., (1998). Fossil isotope records of seasonal climate and ecology: straight from the horse's mouth. *Geology*, 26(3), 219–222.
- Shoshani, J., (1996). Skeletal and other basic anatomical features of elephants. In: J. Shoshani and P. Tassy (Editors), *The Proboscidea: Evolution and*

- palaeoecology of elephants and their relatives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 9–20.
- Shoshani, J., y Tassy, P. (Eds.). (1996). *The Proboscidea: evolution and palaeoecology of elephants and their relatives* (p. 472). Oxford: Oxford University Press.
- Shoshani, J. (1998). Understanding proboscidean evolution: a formidable task. *Trends in Ecology and Evolution*, 13(12), 480–487.
- Simpson, G. G., y Couto, C. D. P. (1957). The mastodonts of Brazil. *Bulletin of the AMNH*; v. 112, article 2.
- Schmitt, M. H., Ward, D., y Shrader, A. M., (2016). Incorporating secondary metabolites, tannin-binding proteins, and diet breadth into carrying-capacity models for African elephants. *Ecological Modelling* 332:8–18.
- Shrader, A. M., Bell, C., y Bertolli, L., y Ward, D. (2012). Forest or the trees: At what scale do elephants make foraging decisions? *Acta Oecol* 42:3–10.
- Solounias, N., Semprebon, G., (2002). Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates*, 1–49.
- Stevens, R.E, Lister, A.M., y Hedges, R.E.M., (2006). Predicting diet, trophic level and palaeoecology from bone stable isotope analysis: a comparative study of five red deer populations. *Oecologia* 149: 12–21.
- Stevens, R.E., Jacobi, R., Street, M., Germonpre, M., Conard, N.J., Münzel, S.C., y Hedges, R.E., (2008). Nitrogen isotope analyses of reindeer (*Rangifer tarandus*), 45,000 BP to 9,000 BP: palaeoenvironmental reconstructions. *Palaeogeographical Palaeoclimatological Palaeoecological* 262 (1), 32–45.

- Szpak, P., Millaire, J.F., White, C.D., y Longstaffe, F.J., (2012). Influence of seabird guano and camelid dung fertilization on the nitrogen isotopic composition of field-grown maize (*Zea mays*). *Journal of Archaeological Science* 39(12): 3721–3740.
- Szpak, P., (2014). Complexities of nitrogen isotope biogeochemistry in plant-soil systems: implications for the study of ancient agricultural and animal management practices. *Frontiers in Plant Science*, 5.
- Sponheimer, M., y Lee-Thorp, J. A., (1999). Oxygen isotopes in enamel carbonate and their ecological significance. *Journal of Archaeological Science*, 26(6), 723–728.
- Sponheimer, M., Robinson, T., Ayliffe, L., Roeder, B., Hammer, J., Passey, B., y Ehleringer, J. (2003). Nitrogen isotopes in mammalian herbivores: hair $\delta^{15}\text{N}$ values from a controlled feeding study. *International Journal of Osteoarchaeology*, 13(1-2), 80–87.
- Stafford, T.W., Brendel, K., y Duhamel, R.C., (1988). Radiocarbon, ^{13}C and ^{15}N analysis of fossil bone: removal of humates with XAD-2 resin. *Geochimica et Cosmochim Acta*, 52(9): 2257–2267.
- Stevens, R. E., y Hedges, R. E., (2004). Carbon and nitrogen stable isotope analysis of northwest European horse bone and tooth collagen, 40,000 BP–present: Palaeoclimatic interpretations. *Quaternary Science Reviews*, 23(7-8), 977–991.
- Stuiver, M., Reimer, P., (1986–2014). Calib Radiocarbon Calibration Program
- Sullivan, C. H., y Krueger, H. W., (1981). Carbon isotope analysis of separate chemical phases in modern and fossil bone. *Nature*, 292(5821), 333.

- Swap, R. J., Aranibar, J. N., Dowty, P. R., Gilhooly, W. P., y Macko, S. A., (2004). Natural abundance of ^{13}C and ^{15}N in C_3 and C_4 vegetation of southern Africa: patterns and implications. *Global Change Biology*, 10(3), 350–358.
- Sukumar, R., (2003). *The living elephants: evolutionary ecology, behaviour, and conservation*. Oxford University Press.
- Teaford, M. F., y Walker, A., (1984). Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*. *American journal of physical anthropology*, 64(2), 191–200.
- Teaford, M. F., (1988). A review of dental microwear and diet in modern mammals. *Scanning Microscopy*, 2(2), 1149–1166.
- Teaford, M. F., y Oyen, O. J., (1989). In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *American Journal Physical Anthropology*. 80:447–460.
- Tello, F., Elgueta, M., Abarzúa, A. M., Torres, F., y Pino, M., (2017). Fossil beetles from Pilauco, south-central Chile: An Upper Pleistocene paleoenvironmental reconstruction. *Quaternary International*, 449, 58–66.
- Thomas, B, Holland J. D, y Minot, E. O., (2008). Elephant (*Loxodonta africana*) home ranges in Sabi Sand Reserve and Kruger National Park: a five-year satellite tracking study. *PloS one*, 3(12), e3902.
- Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G., y Slade, N. A., (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, 57(1-2), 32–37.

- Tieszen, L. L., (1991). Natural variations in the carbon isotope values of plants: implications for archaeology, ecology, and paleoecology. *Journal of Archaeological Science*, 18(3), 227–248.
- Tieszen, L.L. y Fagre, T., (1993). Effect of diet quality and composition on the isotopic composition of respiratory CO₂, bone collagen, bioapatite, and soft tissues. In: J.B. Lambert and G. Grupe (Editors), *Prehistoric Human Bone: Archaeology at the Molecular Level*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 121–155.
- Tipple, B. J., Meyers, S. R., y Pagani, M., (2010). Carbon isotope ratio of Cenozoic CO₂: A comparative evaluation of available geochemical proxies. *Paleoceanography*, 25(3).
- Torseth, K. y Semb, A., (1997). Atmospheric deposition of nitrogen, sulphur and chloride in two watersheds located in southern Norway. *Ambio* 26: 258–265.
- Trenberth, K. E., (1991). Storm tracks in the Southern Hemisphere. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 48(19), 2159–2178.
- Ungar, P. S., Brown, C. A., Bergstrom, T. S., Walker, A., (2003). Quantification of Dental Microwear by Tandem Scanning Confocal Microscopy and Scale-Sensitive Fractal Analyses. *Scanning*, 25(4), 185–193.
- Uriarte, A., (2003). Historia del Clima de la Tierra. *Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco*.
- Valero-Garcés, B. L., Jenny, B., Rondanelli, M., Delgado-Huertas, A., Burns, S. J., Veit, H., y Moreno, A., (2005). Palaeohydrology of Laguna de Tagua Tagua (34° 30' S) and moisture fluctuations in Central Chile for the last 46 000 yr. *Journal of Quaternary Science*, 20(7-8), 625–641.

- Van der Merwe, N. J., y Medina, E. (1991). The canopy effect, carbon isotope ratios and foodwebs in Amazonia. *Journal of Archaeological Science*, 18(3), 249–259.
- van Geel, B., Guthrie, R. D., Altmann, J. G., Broekens, P., Bull, I. D., Gill, F. L., y Gravendeel, B. (2011). Mycological evidence of coprophagy from the feces of an Alaskan Late Glacial mammoth. *Quaternary Science Reviews*, 30(17-18), 2289–2303.
- Vidal, M. A, Ibáñez, S., Moreno, P. I., y Poulin, E. (2016). Phylogeography of a Patagonian lizard and frog: Congruent signature of southern glacial refuges. *Austral Ecology* 41(4): 399–408.
- Villagrán, C. (1985). Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 58, 57–69.
- Villagrán, C., y Varela, J., (1990). Palynological evidence for increased aridity on the central Chilean coast during the Holocene. *Quaternary Research*, 34(2), 198–207.
- Villagrán, C. (1991). Historia de los bosques templados del sur de Chile durante el Tardiglacial y Postglacial. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64(3), 447–460.
- Villagrán, C., y Armesto, J. J. (1993). Full and late glacial paleoenvironmental scenarios for the west coast of southern South America. *Earth System Response to Global Change. Academic Press, San Diego, USA*, 195–207.

- Villagrán, C., y Hinojosa, L. F., (1997). Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70(2), 1–267.
- Villagran, C. (2001). Un modelo de la historia de la vegetación de la Cordillera de La Costa de Chile central-sur: la hipótesis glacial de Darwin. *Revista chilena de historia natural*, 74(4), 793–803.
- Villagrán, C., Hinojosa, L. F., Llorente-Bousquets, J., y Morrone, J. J., (2005). Esquema biogeográfico de Chile. Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y Tópicos Afines: Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática. Las Prensas de Ciencias, UNAM, Mexico City, 551–557.
- Vizcaíno, S. F., Cassini, G. H., Fernicola, J. C., y Bargo, M. S., (2011). Evaluating habitats and feeding habits through ecomorphological features in glyptodonts (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana*, 48(3), 305–319.
- Vogel, J. C., (1980). Fractionation of the carbon isotopes during photosynthesis. In *Fractionation of the Carbon Isotopes During Photosynthesis* (pp. 5-29). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Vogel, J. C., Talma, A. S., Hall-Martint, A. J., y Viljoen, P. J., (1990). Carbon and nitrogen isotopes in elephants. *American Journal of Psichatry*, 142, 163–170.
- Weathers, K. C., (1999). The importance of cloud and fog in the maintenance of ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(6), 214–215.

- Weber, S., y Price, M., (2016). What the pig ate: A microbotanical study of pig dental calculus from 10th–3rd millennium BC northern Mesopotamia, *Journal of Archaeological Science* 6, 819–827.
- Wesolowski V., Souza, S.M.F.M., de, Reinhard, K.J., y Ceccantinni, G., (2007). Grânulos de amido e tólitos em cálculos dentários humanos: contribuição ao estudo do modo de vida e subsistência de grupos sambaquianos do litoral sul do Brasil. *Rev Museu Arqueol Etnol* (São Paulo) 17, 191–210.
- Wesolowski, V., de Souza, S. M. F. M., Reinhard, K. J., y Ceccantini, G. (2010). Evaluating microfossil content of dental calculus from Brazilian sambaquis. *Journal of Archaeological Science* 37(6): 13261338.
- West, J. B., Bowen, G. J., Cerling, T. E., y Ehleringer, J. R., (2006). Stable isotopes as one of nature's ecological recorders. *Trends in Ecology and Evolution*. 21:408–414.
- Weyrich, L. S., Duchene, S., Soubrier, J., Arriola, L., Llamas, B., Breen, J., Morris, A., Alt, K. W., Caramelli, D., Dresely, V., Farrell, M., Farrer, A., Francken, M., Gully, N., Haak, W., Hardy, K., Harvati, K., Held, P., Holmes, E., Kaidonis, J., Lalueza-Fox, C., de la Rasilla, M., Rosas, A., Semal, P., Soltysiak, A., Townsend, G., Usai, D., Wahl, J., Huson, D., Dobney, K., y Cooper, A. (2017). Neanderthal behaviour, diet, and disease inferred from ancient DNA in dental calculus. *Nature* 544, 357–361.
- Wilson, G.F., Mackenzie, D.D.S., Brookes, I.M. y Lyon, G.L., (1988). Importance of body tissues as sources of nutrients for milk synthesis in

- the cow, using ^{13}C as a marker. *British Journal of Nutrition*, 60(3): 605–617.
- Wolff, R. G. 1975: Sampling and sample size in ecological analyses of fossil mammals. *Paleobiology* 1: 195–204.
- Woolbright, S. A., Whitham, T. G., Gehring, C. A., Allan, G. J., y Bailey, J. K., (2014). Climate relicts and their associated communities as natural ecology and evolution laboratories. *Trends in ecology and evolution*, 29(7), 406–416.
- Wopenka, B., y Pasteris, J. D., (2005). A mineralogical perspective on the apatite in bone. *Materials Science and Engineering: C*, 25(2), 131–143.
- Yun, S.-I., Lim, S.-S., Lee, G.-S., Lee, S.-M., Kim, H.-Y., Ro, H.-M., y Choi, W.-J., (2011). Natural ^{15}N abundance of paddy rice (*Oryza sativa* L.) grown with synthetic fertilizer, livestock manure compost, and hairy vetch. *Biology and Fertility of Soils*. 47, 607–617. doi: 10.1007/s00374-011-0571-3.
- Zazzo, A., Lecuyer, C., Sheppard, S. M., Grandjean, P., y Mariotti, A., (2004). Diagenesis and the reconstruction of paleoenvironments: A method to restore original $\delta^{18}\text{O}$ values of carbonate and phosphate from fossil tooth enamel. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 68(10), 2245–2258.
- Zech, M., Bimüller, C., Hemp, A., Samimi, C., Broesike, C., Hörold, C., y Zech, W., (2011). Human and climate impact on ^{15}N natural abundance of plants and soils in high-mountain ecosystems: a short review and two examples from the Eastern Pamirs and Mt. Kilimanjaro. *Isotopes in environmental and health studies*, 47(3), 286–296.

- Zeil, W., (1979). *The Andes-a geological review*. Schweizerbart Science Publishers. 260 págs
- Zevenbergen, L. W., y Thorne, C. R., (1987). Quantitative analysis of land surface topography. *Earth surface processes and landforms*, 12(1), 47–56.
- Zhang, H., Wang, Y., Janis, C. M., Goodall, R. H., y Purnell, M. A., (2017). An examination of feeding ecology in Pleistocene proboscideans from southern China (*Sinomastodon*, *Stegodon*, *Elephas*), by means of dental microwear texture analysis. *Quaternary International*, 445, 60–70.
- Zhu L, Wu Q, Dai J, Zhang S, y Wei, F., (2011) Evidence of cellulose metabolism by the giant panda gut microbiome. *Proceeding of the National Academy of Science USA* 108(43): 17714–17719.
- Zurro, D., (2006). El análisis de fitolitos y su papel en el estudio del consumo de recursos vegetales en la prehistoria: bases para una propuesta metodológica materialista. *Trabajos de Prehistoria*, 63, 35-54.